Recherches embryologiques sur *Catharacta skua* Brünn. (Ptérylose et Ossification)

THÈSE

présentée à la

FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE FRIBOURG (SUISSE)

pour obtenir le grade de docteur

ès sciences naturelles

par

Joseph MAILLARD

des Genevez (Jura-Bernois)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

Recherches embryologiques sur *Catharacta skua* Brünn. (Ptérylose et Ossification)

THÈSE

présentée à la

FACULTÉ DES SCIENCES

DE L'UNIVERSITÉ DE FRIBOURG (SUISSE)

pour obtenir le grade de docteur

ès sciences naturelles

par

Joseph MAILLARD

des Genevez (Jura-Bernois)

GENÈVE

IMPRIMERIE ALBERT KUNDIG

1948

Accepté par la Faculté des Sciences de l'Université de Fribourg (Suisse), sur la proposition de MM. les professeurs J. Kälin et P. Coulouma, le 19 mars 1948.

Le Doyen :
L. Weber.

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

REVUE SUISSE DE ZOOLOGIE 1
Tome 55, Fascicule supplémentaire nº 1. — mars 1948

Travaux de l'Institut de Zoologie et d'Anatomie comparée.
Université de Fribourg.
Directeur: Prof. J. Kälin.

Recherches embryologiques sur *Catharacta skua* Brünn. (Ptérylose et ossification)

par

Joseph MAILLARD

Avec une planche, 47 figures dans le texte et 8 tableaux.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

Introduction 2
Matériel 3
Méthode 4
Systématique et biologie des *Stercorariidae* 5

Première partie: **La Ptérylose.**

Chapitre I. — Le processus général de la ptérylose de *Catharacta skua* Brünn. 7
Chapitre II. — Le développement des divers centres 18
Chapitre III. — Comparaison de la ptérylose de *Catharacta skua* Brünn. avec celle des *Alectoromorphae* décrite par Gerber . . 58
Chapitre IV. — Sur la croissance du tégument 66

Deuxième partie: **L'Ossification.**

Chapitre I. — Le processus de l'ossification de *Catharacta skua* Brünn. 75
Chapitre II. — Comparaison de l'ossification de *Catharacta skua* Brünn. avec celle de *Gallus domesticus* L. *et Columba domestica* L., décrite par Schinz et Zangerl et celle de *Gallus domesticus* L., décrite par Erdmann 93

Chapitre III. — Changements de proportions des divers éléments squelettiques des ailes et des pattes au cours du développement embryonnaire 100
Récapitulation 106
Index bibliographique 109

INTRODUCTION

De nombreuses études ont été consacrées à la formation du plumage des oiseaux. Tandis que la plupart des auteurs: Nitzsch (1840), Heinroth (1898), Jones (1907), Graul (1907), Schaub (1907 et 1914), Grosser et Tandler (1909), etc. s'intéressaient à l'origine et à la formation de plumes isolées et, en particulier, au passage de la structure du néoptile à celle du téléoptile, seuls, quelques auteurs ont choisi la ptérylose embryonnaire elle-même, comme objet de leurs travaux, et nous ont fourni des observations, plutôt sommaires, de leur répartition en groupes plus ou moins « condensés » à la surface du tégument. Parmi ces derniers, il convient de signaler Studer (1887) qui étudia certaines particularités du plumage initial de quelques manchots (*Pygoscelis papua* Forst., *Catarrhactes chrysocome* Forst., *Catarrhactes chrysolophus* Brandt, etc.); Wohlhauer (1901), qui donna de brèves indications, assez inexactes d'ailleurs, des plumes embryonnaires du manchot *Catarrhactes chrysocome*, puis Lamont (1925) qui, le premier, décrivit plus ou moins complètement les trois poussées plumeuses (séries = « Federfolge ») du canard, sans toutefois attacher d'importance aux caractéristiques de leur extension. Quant à Holmes (1935), dont les descriptions se rapportent à la ptérylose embryonnaire de *Gallus domesticus* L., elle ne tient compte que de la première série. Broman (1941), lui, s'en tient à quelques données succinctes du plumage embryonnaire de certains nidicoles comme *Hirundo rustica* L., *Riparia riparia* L., *Corvus cornix* L., etc...

Le premier essai de considérer la distribution des ébauches pennigères, non pas comme un phénomène stagnant et déterminé dès les premiers stades de l'incubation, mais comme le résultat d'une extension progressive, a été tenté tout d'abord par Portmann et Gerber (1935) dans une courte communication sur *Podiceps*

cristatus L. C'est enfin GERBER (1939) qui publia une étude véritablement approfondie de la ptérylose embryonnaire de quelques *Alectoromorphes*.

Cette seule énumération prouve suffisamment que les recherches exhaustives sur le processus de la ptérylose embryonnaire l'ont été sur une échelle des plus restreintes. C'est à la suite de cette constatation que M. le professeur Dr KÄLIN eut l'obligeance d'orienter mes investigations dans cette direction. Grâce à la bienveillance de feu le professeur R. ANTHONY, directeur du Laboratoire d'Anatomie comparée au Muséum National d'Histoire naturelle à Paris, M. le professeur KÄLIN pouvait me remettre un matériel précieux, puisqu'il provient des régions antarctiques.

Après avoir servi à l'étude de la ptérylose embryonnaire, une partie de ce matériel rare a été utilisée pour des recherches sur le processus de l'ossification durant l'incubation et les premiers jours après l'éclosion. Les seuls travaux de ce genre se rapportant aux oiseaux ont été publiés par SCHINZ et ZANGERL (1937) et ERDMANN (1940). Les premiers ont étudié l'ossification du squelette complet de *Gallus domesticus*; le second, uniquement celle du crâne de deux races de *Gallus domesticus*.

Pour l'amabilité et l'intérêt particuliers dont M. le professeur KÄLIN a constamment fait preuve à l'égard de mes recherches, pour le soutien et les conseils de tout genre dont il n'a cessé de m'entourer, je me fais un devoir de lui exprimer mes sincères remerciements et ma profonde reconnaissance.

En outre, je tiens à remercier cordialement M. Pierre GEINOZ, préparateur à l'Institut de Zoologie, dessinateur aussi consciencieux qu'habile, pour l'aide continuelle qu'il a bien voulu m'accorder dans l'élaboration et la mise au point des dessins et des planches figurant dans la thèse.

MATÉRIEL

Le matériel à ma disposition compte vingt-deux embryons de *Catharacta* Brünn. de la famille des *Stercorariidae* ou mouettes rapaces du Pôle sud, appartenant aux deux races: *Catharacta skua antarctica* Lesson et *Catharacta skua maccormicki* Saunders et provenant des documents embryogéniques collectionnés par la Deuxième Expédition antarctique française (1908-1910).

Parmi ces vingt-deux embryons, j'ai pu en utiliser dix-sept pour l'étude du processus de la ptérylose embryonnaire, car trois des plus petits ne portent encore aucune trace d'ébauches pennigères et les deux plus grands appartiennent déjà à la ptérylose post-embryonnaire. Même s'il ne s'agit point d'une série d'embryons aussi complète que celle de *Sterna hirundo* L. et de *Larus ridibundus* L. utilisée par GERBER (1939) et obtenue au laboratoire en couveuse électrique, les documents de *Catharacta skua* Brünn. n'en méritent pas moins une analyse détaillée, puisque, par une heureuse coïncidence, ils s'échelonnent, d'une manière presque parfaitement régulière, du douzième au trentième jour d'incubation. De plus, ces embryons appartenant à la famille des *Stercorariidae*, proche parente de celle des *Laridae* dont font partie *Sterna* et *Larus*, nous permettront d'établir d'intéressantes comparaisons avec les résultats obtenus par GERBER.

Me basant sur la date d'apparition de trois poussées d'ébauches diverses (dont la définition sera donnée ci-après), j'ai rangé ces dix-sept embryons en trois groupes, et chacun des deux premiers a été, à son tour, divisé en deux stades déterminés selon le degré de développement atteint par les ébauches plumeuses de la première et de la deuxième série. Dès le moment où les premières ébauches pennigères apparaissent jusqu'au terme de l'incubation, je distingue donc cinq stades différents, rangés en trois groupes.

En ce qui concerne l'âge des divers embryons, je m'en suis strictement tenu aux indications fournies par L. GAIN, naturaliste de l'expédition (Deuxième Expédition antarctique française, 1908-1910. Vol. III: Oiseaux antarctiques, 1914). Lorsque certains individus ne portaient aucun numéro d'ordre, leur âge a été déterminé en comparant leurs proportions et leurs caractères morphologiques externes avec ceux des embryons munis d'indications certaines.

MÉTHODE

Pour l'étude de la ptérylose embryonnaire, chaque stade a été très exactement observé au stéréomicroscope « Reichert ». De chacun de ces stades, plus de cent dessins ont été levés, en particulier dès que des différences sensibles existaient par rapport à l'embryon immédiatement précédent et, enfin, j'ai tiré de nombreuses photographies, soit des embryons en entier, soit de certaines parties présentant des particularités intéressantes comme le centre du bassin et le centre alaire. Puis, les parties du tégument réservées aux recherches de l'enfoncement (retrait de la deuxième série) ont été détachées et coloriées en bloc au Boraxcarmin, puis débitées en séries de coupes (de 12 à 18 μ).

Quant au procédé de confection des préparations transparentes (Durchsichtigkeitspräparate) employées pour l'étude de l'ossification,

il est presque entièrement identique à celui qu'a indiqué mon collègue R. Keller (1946).

Ce procédé peut se résumer de la façon suivante:

1. Après lavage complet à l'eau courante (3-4 jours), afin d'éliminer toute trace de substance nuisible à la coloration subséquente, les embryons conservés dans l'alcool subissent une nouvelle fixation au formol 4%, faiblement ammoniacal (2-7 jours). Puis nouveau lavage à l'eau courante (3-4 jours).

2. Blanchir dans un mélange d'eau oxygénée à 4% avec trace d'ammoniaque, jusqu'au moment où le tégument devient blanchâtre et presque transparent.

3. Lavage soigné à l'eau distillée sous la cloche de la trompe à vide (½-3 h.).

4. Bains successifs d'alcool 70-80-90% de 3 jours chacun, suivi du dégraissage dans un mélange d'alcool absolu et d'éther (1: 1) (2-7 jours): chacune de ces solutions doit rester faiblement basique.

5. Série descendante des alcools 96-80-70% (2-3 jours chacun).

6. Lavage soigné à l'eau distillée (changer plusieurs fois).

7. Séjour dans une solution de 1% NaOH à la température ordinaire (1-10 jours); une solution brunissante doit être changée.

8. *Coloration* dans une solution de 1% NaOH à laquelle on a ajouté de l'alcool à 96% saturé d'Alizarinum cristallizatum jusqu'au moment où le tout prend une teinte violette-rougeâtre (5-10 jours) à la température du laboratoire.

9. Différenciation à l'eau distillée jusqu'à ce que seules les parties colorées du squelette apparaissent en rouge. Pour les embryons plus volumineux, il vaut mieux après 24 h. remplacer l'eau distillée par de l'alcool à 70%, puis à nouveau, après 24 h., revenir à l'eau distillée et ainsi de suite jusqu'au moment où tout colorant superflu a disparu.

10. Bain de 3 jours chacun dans les alcools à 70%, 80% et 96%, l'éther pur, le benzol, l'essence de Wintergrün.

11. Faire disparaître les bulles d'air au moyen de la pompe à vide.

12. Conserver les préparations dans un mélange de 5 parties d'essence de Wintergrün et une partie d'Isosafrol.

SYSTÉMATIQUE ET BIOLOGIE DES STERCORARIIDAE

Dans les travaux de Gain (1914), les deux formes de la Mouette rapace antarctique qui sont à ma disposition portent le nom de *Megalestris antarctica* (Lesson) et *Megalestris maccormicki* (Saun-

ders), mais selon Peters (Check-List of Birds of the World, Vol. II, 1934), elles doivent être rangées dans le genre *Catharacta* Brünnich; il s'agit donc de deux sous-espèces qui doivent être dénommées, la première: *Catharacta skua antarctica* Lesson, la seconde: *Catharacta skua maccormicki* Saunders.

Quant à la biologie de *Catharacta*, je me contenterai de coordonner les principales observations relevées par différents auteurs, observations éparses dans toute une série d'ouvrages et se rapportant aux caractéristiques suivantes:

Selon la plupart des auteurs, Clarke (1900), Andersson (1905), Reichenow (1908), Gain (1914), Ménégaux (1907), *Catharacta skua* construit son nid sur le gravier ou des rocs moussus. Parfois, on trouve autour du nid, quelques touffes de mousse ou de lichens; quelquefois même, le nid est construit dans un creux du rocher avec des plumes et du duvet de manchots, mais le fait est assez rare. En général, la construction du nid est simple, sans apprêt, une dépression dans le sol ou un creux dans la roche suffisent. Le plus souvent, on ne trouve que deux œufs par nid, Reichenow (1908), Turquet (1907), Gain (1914), Szielasko (1926). D'après Andersson (1905), on ne trouve jamais plus d'un œuf ou d'un poussin par nid. Et Gain donnant l'explication de la présence d'un seul poussin par nid, écrit: « Lorsqu'il y a deux poussins par nid, ils s'accordent mal entre eux. Et des deux, presque toujours un seul survit, l'autre ayant été tué soit par ses parents, soit par d'autres oiseaux, soit par un voisin. D'ailleurs, presque toujours, l'un des deux est de meilleure venue et paraît plus robuste que l'autre. » Les seuls auteurs qui donnent des indications sur la durée de la période d'incubation sont Wilson (1907) et Gain. Ce dernier en particulier donne les chiffres suivants: « Les premiers œufs ayant été pondus le 2 décembre 1903, les premiers poussins apparaissent vers le 1er janvier. » L'incubation dure donc environ un mois.

Quant à la biologie des poussins, Gain fait la remarque suivante: « Les poussins sont capables de courir, de chercher et de prendre leur nourriture dès la sortie de l'œuf. » Il s'agit donc d'une forme nidifuge, mais passablement rapprochée du type nidicole et faisant partie du troisième des sept groupes ontogénétiques des oiseaux établis par Portmann (1935). Ce groupe est caractérisé par le fait que les jeunes poussins ne quittent généralement le nid que dans le sens d'une réaction fugitive typique. En outre, ils sont recouverts d'un néoptile bien développé. Gain lui-même a constaté que « certains nids étaient abandonnés par les poussins, ceux-ci fuyant à son approche pour aller se cacher dans les creux de rocher ». Il semble que tous les *Laridae* et *Opisthocomus* Ill. sont des exemples caractéristiques du même groupe.

Les premiers poussins ayant éclos vers le 1er janvier 1908, Gain constate que « certains commencent à voler à la fin février, lorsqu'ils ont presque atteint la taille des adultes. Au début de mars, ils ont

abandonné leur rookerie, et on en voit autour des cadavres de phoques ». La capacité de vol se présente donc vers l'âge de deux mois.
MÉNÉGAUX (1907) fait la remarque « qu'à la suite des batailles qu'ils se livrent, comme conséquence aussi du manque de soins de la part de leurs parents, les poussins d'un même nid tendent à s'éloigner l'un de l'autre ». Plus loin, GAIN ajoute: « Nous n'avons jamais vu les parents nourrir directement les jeunes, les adultes déposent sur le sol, près du nid, des fragments de poissons ou de crustacés que les poussins mangent, agissant en cela exactement comme le fait une poule avec ses petits. Très tôt les parents abandonnent les jeunes ou tout au moins ne leur prodiguent point de soins empressés. Ils abritent peu les poussins. »

PREMIÈRE PARTIE: LA PTÉRYLOSE

CHAPITRE PREMIER

LE PROCESSUS GÉNÉRAL DE LA PTÉRYLOSE DE *CATHARACTA SKUA* BRUNN.

Remarque préliminaire.

Dans les descriptions suivantes, j'use des mêmes termes employés et définis par PORTMANN et A. GERBER (1935 et 1939). C'est ainsi que je distingue entre centres plumeux (Federzentren) et champs plumeux (Federfelder) dont je me servirai en les définissant de la manière suivante:

1. Un centre plumeux comprend une région du tégument à partir de laquelle les ébauches pennigères s'étendront progressivement aux zones voisines. Le centre plumeux sera donc caractérisé par un développement plus précoce et en général plus rapide des ébauches pennigères, alors que, dans les parties voisines, les bulbes en sont à un stade plus tardif.

Nous distinguons avec GERBER (1939) les centres plumeux suivants:

1 centre dorsal postérieur (c.d.p.): Hinteres Rückenzentrum,
1 » » antérieur (c.d.a.): Vorderes Rückenzentrum,
2 centres caudaux ou coccygiens (c.c.): Schwanzzentrum,
2 » du bassin (c.b.): Beckenzentrum,

1 centre du vertex (c.v.): Scheitelzentrum. Il comprend 3 centres partiels: centre sous-oculaire (c.s.oc.), centre sus-oculaire (c.sus.oc.), centre des commissures (c.com.).
2 centres scapulaires (c.s.): Schulterzentrum.
2 » pectoraux (c.p.): Brustzentrum.
2 » abdominaux (c.abd.): Bauchzentrum.
2 » tibio-fémoraux (c.t.f.): Schenkelzentrum.
2 » alaires (c.al.): Flügelzentrum.

2. Un champ plumeux comprend une région du tégument dans laquelle les ébauches pennigères se forment et se développent simultanément. La caractéristique d'un champ plumeux sera l'apparition et la poussée presque simultanées des ébauches. Quant au terme: « Federfolge » employé par Gerber (1939) pour désigner l'apparition de trois poussées plumeuses distinctes, je l'ai rendu en français par « série de plumes ». Ainsi, je distinguerai une première série qui, comme l'expression l'indique, comprend les plumes dont les bulbes pennigères se forment en premier lieu. Cette première série, comme Gerber l'a constaté, donnera les « praepennae », c'est-à-dire les précurseurs des plumes de contour ou grandes pennes. La deuxième série formera les « praeplumae », c'est-à-dire les précurseurs des plumes de duvet et la troisième série, les « praefiloplumae », c'est-à-dire les précurseurs du fin duvet (filoplumes) de la base des plumes de contour. Avec le matériel à ma disposition (comprenant uniquement deux exemplaires de ptérylose postembryonnaire), il ne m'a pas été possible de suivre pas à pas le développement futur de ces trois « séries » distinctes par leur origine et leur fonction et par conséquent de déterminer avec exactitude comment le passage *praepennae* → *pennae*, *praeplumae* → *plumae*, *praefiloplumae* → *filoplumae* se réalise.

Afin de pouvoir aisément comparer les ébauches pennigères des différents centres et des divers stades du même centre entre eux et mes résultats avec ceux de Gerber, j'ai en outre adopté et traduit les termes, établis par cet auteur, pour désigner le développement progressif d'une seule et même ébauche, mais en me basant uniquement sur les différences de forme rencontrées et observées chez *Catharacta*. Je le fais dans l'espoir que ces expressions, utilisées

pour la première fois dans une étude paraissant en français, permettront de créer une certaine base commune de terminologie.

Les expressions employées pour les divers stades des ébauches sont les suivantes:

1) *Protubérances précoces* (Frühes Höckerstadium) désignent des

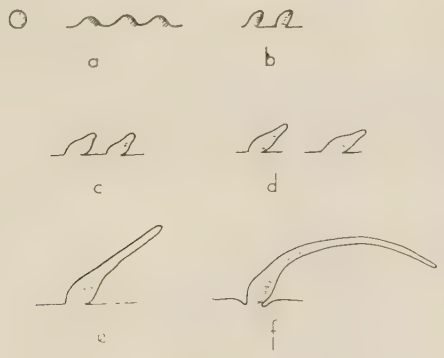


Fig. 1.

Les stades successifs du développement des ébauches pennigères.
a) protubérances précoces; *b*) protubérances avancées; *c*) papilles précoces; *d*) papilles avancées; *e*) ébauche filiforme précoce; *f*) ébauche filiforme avancée (Agr. env. 5 ×).

ébauches nettement individualisées, mais n'accusant que peu de relief (fig. 1 *a*).

2) *Protubérances avancées* (Spätes Höckerstadium) se sont davantage soulevées et penchent légèrement vers l'arrière (fig. 1 *b*).

3) *Papilles précoces* (Frühes Papillenstadium) sont munies d'un soupçon de pointe et se rétrécissent faiblement à la base (fig. 1 *c*).

4) *Papilles avancées* (Spätes Papillenstadium) portent une pointe déjà plus longue, mais qui ne dépasse point la longueur de la partie renflée (fig. 1 *d*).

5) *Ebauche filiforme précoce* (Frühes Fadenstadium): la pointe de l'ébauche s'est fortement allongée et surpasse la partie renflée du bulbe pennigère (fig. 1 *e*).

6) *Ebauche filiforme avancée* (Spätes Fadenstadium): la pointe reprend l'apparence d'un fil dont la longueur surpasse plusieurs fois la portion renflée de la base (fig. 1 *f*).

Tableau synoptique 1.

Les modifications essentielles intervenant au cours de la ptérylose de Catharacta skua.

Stades	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développement maximal des ébauches
1	1 *a*	12-13 jours (Gain)	Membrane nictitante limitée à l'angle antérieur de l'œil; 14 plaques de la sclérotique régulièrement disposées. Extrémités en palette.	c.c.,c.b., c.d.p., c.d.a.	aucune	*1re série :* Protubérances précoces (c.c.)
	1 *b*	13-14 jours (Gain)	Membrane nictitante recouvre un cinquième de la partie visible du bulbe oculaire; anneau sclérotical de 15 plaques. Diamant faiblement ébauché sur la mâchoire supérieure. Faible indication superficielle des phalanges des extrémités postérieures.	c.s.	aucune	*1re série :* Protubérances précoces (c.c.)
2	2 *a*	14-15 jours (Gain)	Membrane nictitante s'est étendue vers la région supérieure du bulbe oculaire. Plaques de la sclérotique en partie cachées par les paupières, neuf encore visibles. Rayons de la main et du pied mieux visibles. Pointe du bec bien distincte.	c.t.f., c.abd., c.p., c.v. en 3 centres partiels (c.sus.oc., c.s.oc., c.com.) c.al.	c.d.p.+ c.d.a., c.b.+ c.d.p.	*1re série :* Protubérances avancées
	2 *b*	15-16 jours*	Membrane nictitante couvre un quart de la partie visible du bulbe oculaire. Anneau sclérotical complètement caché. Extrémités postérieures avec doigts visibles.	aucun	c.c.+ c.d.p., c.b.+ c.t.f., c.p.+ c.abd., c.p.+ c.s.oc.+ c.com.	*1re série :* Papilles précoces (c.c.)
3	3 *a*	16 jours (Gain)	Paupières plus rapprochées. Partie visible de la membrane nictitante très diminuée. Régions des doigts de l'aile bien visible.	aucun. *Apparition de la 2e série* (c.c.)	c.d.a.+ c.v. c.d.a.+ c.p. c.b.+c.p. c.b.+c.s.	*1re série :* Papilles avancées (c.c.)

* L'âge de l'embryon a été approximativement déterminé par l'auteur (voir page 4).

Stades	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développement maximal des ébauches
	3 *b*	16-18 jours (GAIN)	Diamant nettement formé.	*2e série* dans c.c., c.b., c.d.p., c.d.a., c.t.f., c.abd.	c.d.a.+ c.s., c.p.+c.s., c.al.+c.s., c.c.+ c.abd., c.t.f.+ c.abd.	*1re série :* ébauches filiformes précoces (c.c.)
	3 *c*	18 jours (GAIN)	Œil presque fermé.	*2e série* dans tous les centres exceptés les c.s.oc. et com.	Tous les centres reliés les uns aux autres.	*1re série*: ébauches filiformes longues. *2e série :* protubérances précoces.
	3 *d*	18-20 jours (GAIN)	Ebauches des écailles épidermiques au talon et au tarso-métatarse.	*2e série* dans tous les centres même dans les c.s.oc. et c.com.		*2e série :* protubérances avancées (c.c.).
4	4 *a*	21 jours environ (GAIN)	Ebauches des écailles plus développées au tarso-métatarse.	*2e série* son extension est terminée excepté dans l'«aptérie» médiane ventrale.		*2e série :* papilles précoces.
	4 *b*	22 jours environ (GAIN)	Ebauches des écailles sur les doigts du pied.	« Aptérie » médiane occupée par la 2e série. (Quelques faibles ébauches de 3e série dans c.c.)	Tous les centres reliés par la 2e série.	*2e série :* idem à 4 *a*.
5	5 *a*	22 jours (GAIN)	Ecailles recouvrant toute la partie supérieure des doigts.	Apparition de la *3e série* dans tous les centres exceptée zone sous-oculaire.		*2e série :* Papilles avancées. (c.c.)

Stades	N° d'ordre	Age de l'embryon	Caractéristiques générales	Centres nouveaux	Liaison entre les centres	Développement maximal des ébauches
	5 *b*	23 jours environ *		Extension de la *3e série* à tous les centres.		*1re série*: ébauches filiformes très longues.
	5 *c*	24 jours *	Partie inférieure et supérieure des doigts recouvertes d'écailles.	Sans changement dans l'extension des trois séries.	3e série relie les centres entre eux.	
	5 *d* 5 *e* 5 *f*	23-24 23-24 24 jours (Gain)	Embryons plus grands que 5 *c*. Proportions générales se rapprochant de celles des embryons à terme.	Quelques ébauches de 3e série s'enfoncent en particulier dans c.c., c.d.p. et c.b.		
	5 *g*	Au terme de l'incubation (Gain) 28-30 jours	Œil complètement fermé. Les narines se sont ouvertes.	*3e série* s'enfonce et n'est plus visible à la surface de la peau dans aucun centre. Enfoncement de la *2e série* dans quelques centres.		Les ébauches de la 1re série prennent l'aspect de filaments très longs. (c.c.)

Dans ce premier chapitre, je m'attacherai à indiquer comment la ptérylose, considérée dans son ensemble, se développe, c'est-à-dire quels sont ses points de départ, dans quel ordre les divers centres ou champs de plumes apparaissent, comment ils s'étendent et progressent. La figure 2 représente l'extension progressive des ébauches de la première série.

Au cours du premier stade, les ébauches initiales parfaitement déterminées se forment dans les centres suivants: c.c., c.d.p., c.d.a., c.b. et c.s. (protubérances précoces). A part les régions citées, la peau est glabre et nue; les centres en formation,

parfaitement délimités et très restreints. Les bulbes pennigères les mieux développés se trouvent dans le c.c. (centre coccygien d'Anthony, 1907). D'une manière générale, la ptérylose débute dans la moitié postérieure de l'embryon, alors que la tête volumineuse est encore complètement dépourvue de toute ébauche.

Dès le deuxième stade, la ptérylose poursuit sa marche vers la partie antérieure, non sans avoir auparavant envahi les zones tibio-fémorales (c.t.f.), abdominales (c.abd.), pectorales (c.p.) dont le point de départ est localisé vers la partie postérieure de ces centres. A ce stade, des protubérances précoces apparaissent sur l'avant-bras et la main (c.al.) et ensuite dans les trois centres partiels que je considère comme une différenciation du c.v. décrit par Gerber: c.sus.oc., c.s.oc. et c.com. (fig. 2). Tandis que les bulbes pennigères de la première série ne sont que faiblement accusés dans les centres antérieurs, ceux des régions postérieures sont beaucoup plus nettement marqués, puisqu'ils atteignent déjà le stade de papilles précoces. En outre, alors que, dans la partie antérieure, la liaison entre les divers centres n'est que très partiellement réalisée; dans la partie postérieure, il devient déjà malaisé de déterminer leurs limites respectives. Le c.d.p. et le c.d.a., le c.d.p. et le c.b. sont spécialement en liaison entre eux.

A partir du troisième stade, pendant que la première série continue de se développer tout spécialement dans le sens de l'allongement des bulbes pennigères individuels et relativement peu dans le sens de son extension à la surface du tégument, la ptérylose est caractérisée par l'apparition d'une deuxième série d'ébauches, celles des praeplumae, et, comme pour la première, tout d'abord uniquement localisée dans le c.c. Tandis que l'extension topographique de la première série, au moins au début, est à tendance dorso-ventrale, celle de la deuxième série est caractérisée par une prédominance initiale du développement caudo-céphalique. C'est ainsi que la deuxième série a une tendance particulière à envahir d'abord toute la partie caudale d'un centre avant de progresser vers l'avant (c.d.a., c.s., c.v.). La liaison est réalisée entre c.d.a. et c.v. — entre c.d.a. et c.p. — c.b. et c.p. — c.b. et c.s.

A ce stade, la progression centrifuge de la 1re série étant terminée, je l'ai représentée par un schéma ombré réalisé de la manière

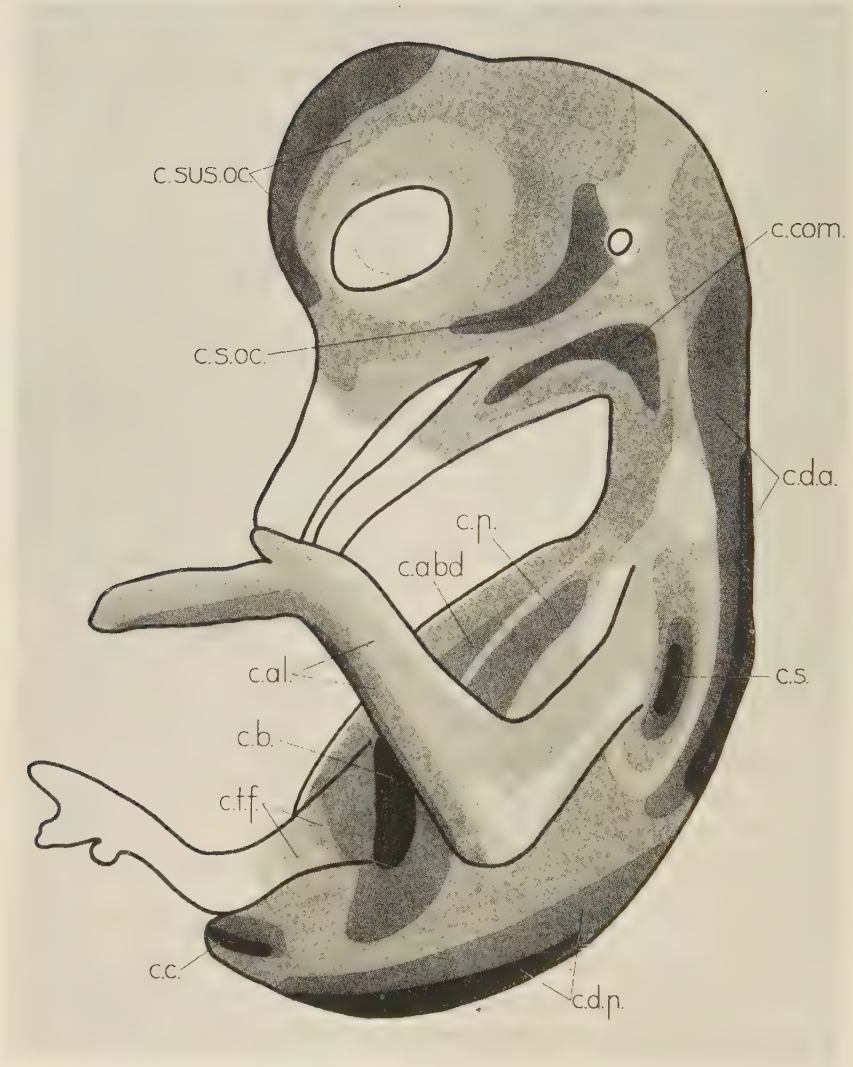


Fig. 2.

Schéma de l'extension progressive de la 1re série (praepennae).
Les surfaces les plus foncées indiquent les régions où les ébauches plumeuses apparaissent en premier lieu; les surfaces les plus claires, les régions où elles apparaissent en dernier lieu. (Agr. env. 5 ×.)

suivante: Le dessin de chacun des embryons 1 *a* à 3 *b* avec les limites correspondantes de chaque centre a été projeté sur le dessin de 3 *a*, de sorte que le pourtour général de chaque embryon a donc été égalé arbitrairement à celui de 3 *a*. Toutes proportions gardées, il a été aisé de représenter l'extension progressive de la ptérylose (fig. 2).

Ce n'est que durant le quatrième stade que la 2e série occupera complètement chacun des centres. Dans certaines régions, la 2e série franchit même les limites de la 1re, c'est en particulier le cas dans l'« aptérie » médiane ventrale et sur la marge dorsale du c.s. où la 2e série établit avec le c.d.a. une liaison plus étroite que ne l'avait réalisée la première. Et les divers centres sont alors reliés entre eux par la 2e série. Quant au développement respectif de ces deux séries, alors que la première dépasse le stade filiforme avancé dans la plupart des centres, la 2e série atteint à peine le stade papillaire précoce uniquement dans le c.c.

La dernière étape (cinquième stade) de la formation embryonnaire est caractérisée par l'apparition d'une 3e série sur les bourrelets folliculaires de la 1re série (bourrelets circulaires à la base des praepennae). Comme pour les deux séries précédentes, cette troisième poussée d'ébauches pennigères prend d'abord naissance dans le c.c., car c'est ici que les bourrelets sont les plus développés. L'extension de cette 3e série suivra une direction identique à celle de la 1re série. Par conséquent, elle apparaît d'abord sur les bourrelets folliculaires des ébauches initiales de la 1re série pour progresser ensuite de part et d'autre de cette zone centrale. A la fin du 5e stade, tous les bourrelets de la 1re série (et uniquement ceux-là) portent des ébauches de la 3e série.

Vers le terme du développement embryonnaire, un phénomène particulier amènera *l'enfoncement des bulbes pennigères de la 2e et de la 3e série*. Cette disparition est due au retrait des ébauches, car sur les coupes histologiques, on aperçoit nettement, sous la surface de l'épiderme, les ébauches des 2e et 3e séries disparues. L'explication de ce phénomène n'est pas encore découverte et, pour le moment, nous laissons la question en suspens.

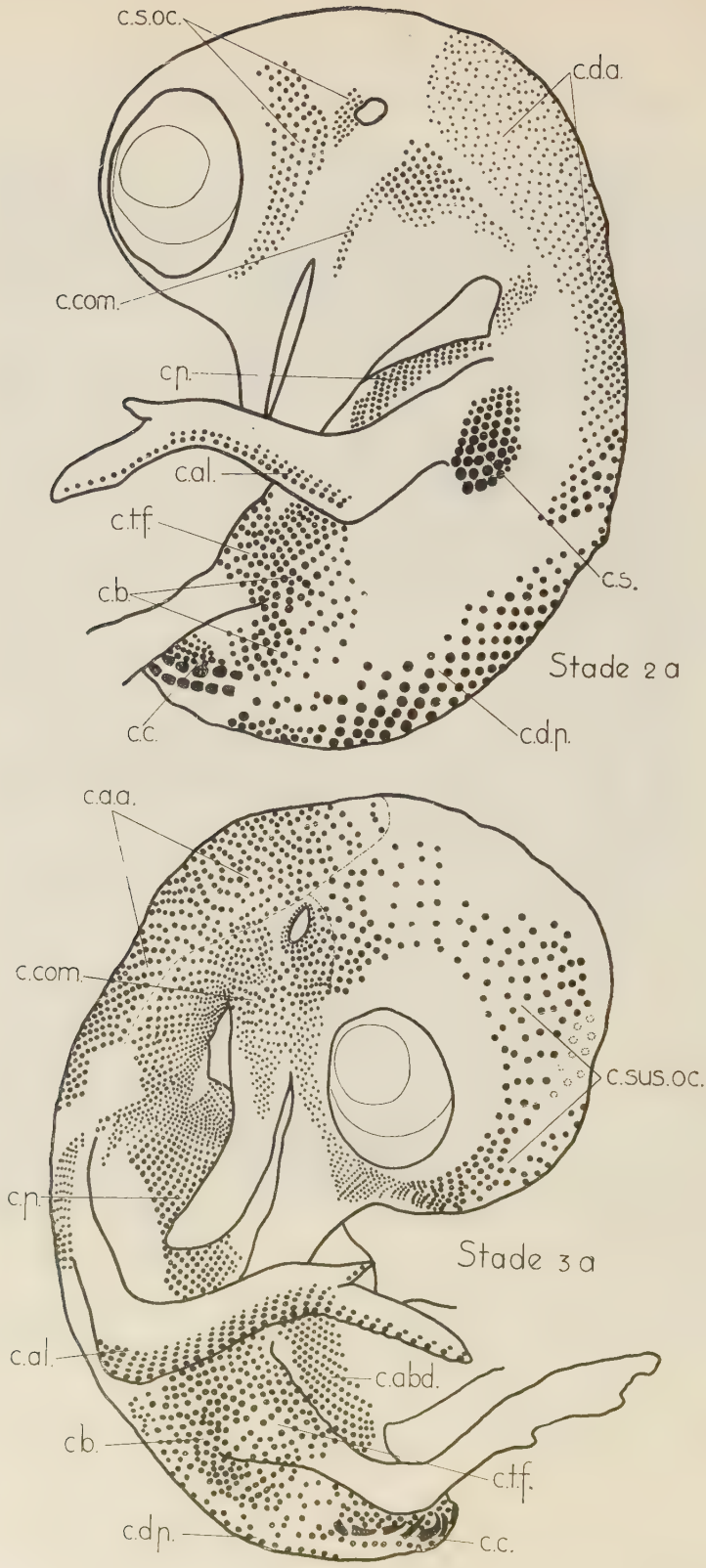
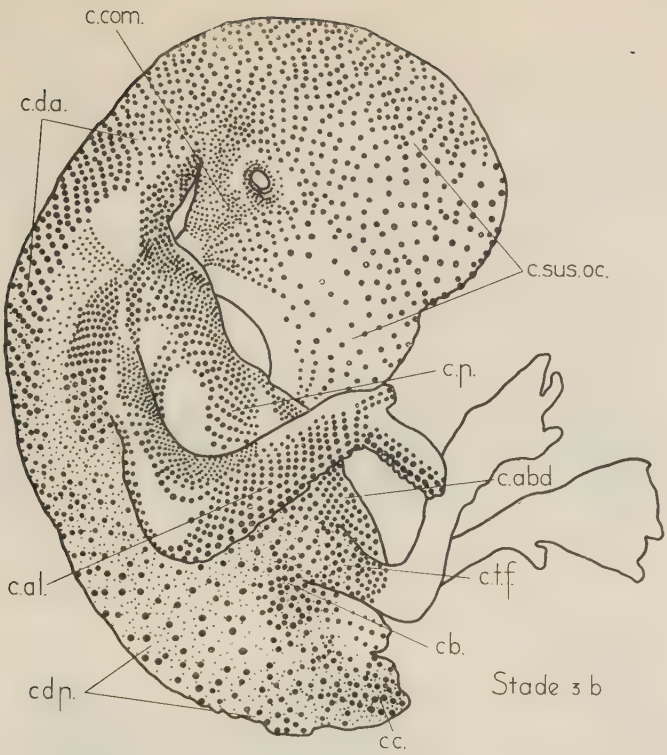
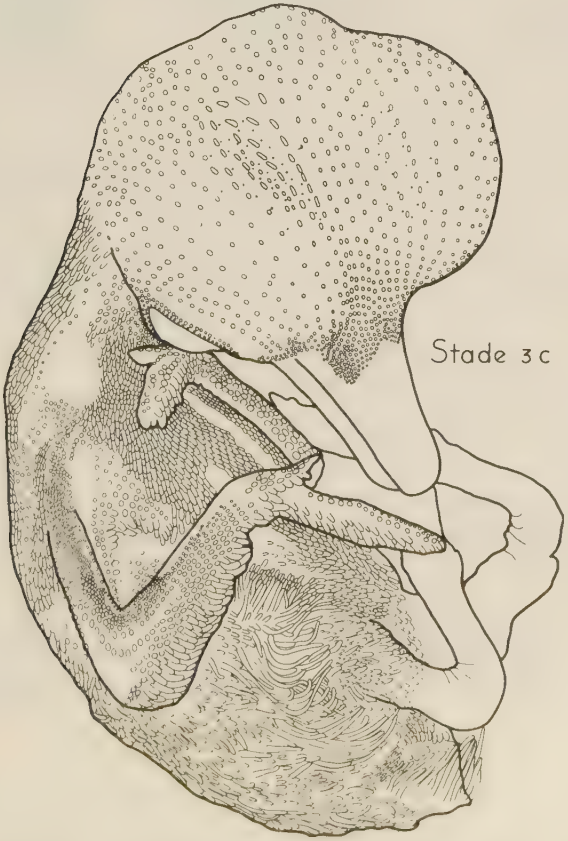


FIG. 3.

Dessins généraux de la ptérylose, stades 2 a, 3 a, 3 b, 3 c.





Pour le stade 3 *c*, seules les ébauches de la 1re série ont été dessinées en projection verticale; les autres ont été légèrement schématisées.

CHAPITRE II

LE DÉVELOPPEMENT DES CENTRES

Ce chapitre sera consacré à la description détaillée du processus de la ptérylose dans chacun des centres, suivant leur ordre d'apparition. C'est ainsi que je déterminerai la marche progressive, l'extension des centres aux régions voisines; en outre, je considérerai à l'intérieur de chaque centre le mode de croissance des bulbes pennigères. Quant aux ébauches représentées dans les figures de ce chapitre, elles ont été dessinées en général selon leur contour basal (les exceptions seront spécialement mentionnées). La fig. 3 montre le processus général du développement de la ptérylose à travers les stades 2 *a*, 3 *a*, 3 *b* et 3 *c*.

Centre caudal.

Stade 1 a : Les premières ébauches bien déterminées apparaissent vers le douzième jour d'incubation sous la forme de deux rangées de bulbes pennigères placées de part et d'autre de l'arête latérale du croupion. La première, du côté ventral, comprend six ébauches (protubérances précoces); la deuxième, du côté dorsal, comprend cinq petites saillies très faiblement marquées (fig. 4 A). Il convient de signaler, à l'extrême pointe postérieure, une saillie médiane paraissant faire le pont entre les deux c.c.

Stade 1 b : Les ébauches caudales du croupion sont en partie mieux accusées que celles de la partie céphalique du centre (fig. 4 B). Le rang dorsal compte maintenant six saillies (protubérances précoces). Sur la face ventrale, quelques bulbes nouveaux à peine ébauchés (Anlagenleiste de Gerber).

Stade 2 a : Le centre s'est tout particulièrement développé du côté ventral. Il compte les deux rangées principales déjà signalées (protubérances avancées) de six ébauches chacune, puis cinq autres rangées dont les bulbes pennigères se rapetissent à mesure que l'on se rapproche de la ligne médiane ventrale (fig. 4 C).

Stade 2 b : Sur la face ventrale, on compte six rangs de quatre (cloaque) à sept ébauches (du côté de l'arête). Les bulbes les mieux développés sont ceux signalés tout au début de l'apparition du

centre (papilles précoces). Le c.c. est encore distinct du c.abd. Quelques petites saillies se présentent sur le bourrelet cloacal (fig. 4 D).

Stade 3 a : La première série a atteint sa pleine extension; en effet, toute la surface caudale, à part un petit espace nu autour de

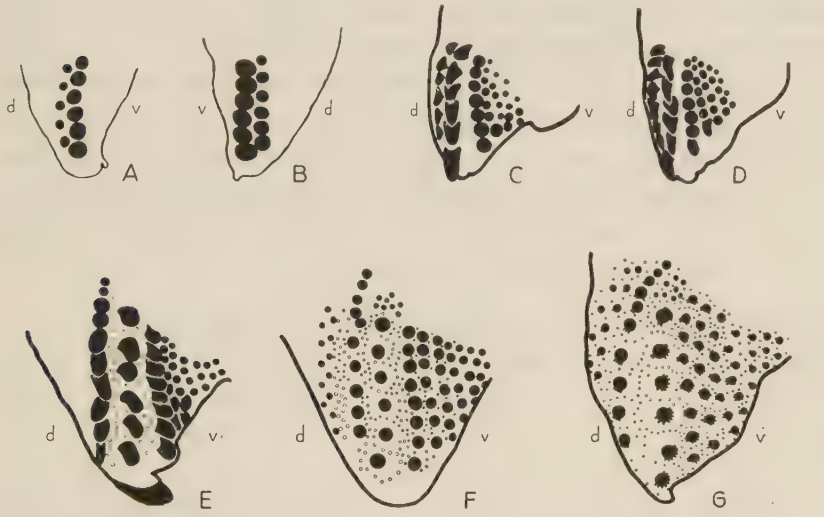


Fig. 4.

Développement du centre caudal. Comme dans toutes les figures suivantes, la 1re série est représentée par des taches noires; la 2e série, par de petites circonférences; la 3e série, par de petits tirets placés sur le pourtour des bourrelets de la 1re série. A) stade 1 *a*; B) stade 1 *b*; C) stade 2 *a*; D) stade 2 *b*; E) stade 3 *a*; F) stade 3 *b*; dès ce stade, les ébauches de la 1re série ont été enlevées au moyen de la pincette; G) stade 5 *a*, d = côté dorsal; v = côté ventral. Les figures partielles A, B, C, D, E, montrent les ébauches en projection verticale. (Agr. env. 4 ×.)

la glande uropygienne, est occupée par les ébauches de cette série. Les deux rangées principales sont les plus marquées (papilles avancées). La rangée dorsale principale compte jusqu'à dix ébauches, alors que les autres n'en ont que de deux à huit. Le c.c. est presque uniquement concentré du côté ventral. Pour la première fois, on peut constater la présence de la 2e série, apparaissant entre les bulbes des deux rangs principaux, donc sur l'arête elle-même (fig. 4 E).

Stade 3 b : Tout le pourtour de la glande uropygienne est entouré d'un rang de protubérances. La 2e série est nettement visible, en

particulier en dessous et en dessus des ébauches des rangées principales ainsi que l'indique la figure 4 F. A ce stade de développement, toute la surface du cloaque est recouverte de protubérances précoces. La partie basale des ébauches de la 1re série s'enfonce dans le derme, et lorsqu'on enlève les praepennae, l'emplacement reste marqué par une petite cavité entourée d'un bourrelet circulaire et c'est précisément entre ces bourrelets que croissent les ébauches de la 2e série (protubérances précoces).

Stade 3 c: La 1re série étant parvenue à sa complète extension, le c.c. se compose des rangées suivantes:

sur le côté dorsal: 1-2 rangées de 6-7 protubérances avancées, puis une rangée principale de 10 bulbes (papilles précoces);
sur l'arête: une seule rangée de 6 ébauches (stade filiforme long), puis quelques petites ébauches vers l'avant;
sur la face ventrale: 1 ligne de 8 bulbes,
1 » » 7 »
1 » » 7 »
1 » » 6 »
1 » » 5 »
1 » » 4 »
1 » » 2 »

Stade 3 d: Les trois premiers bourrelets caudaux de l'arête commencent à s'agrandir et semblent préparer le terrain pour la 3e série. La 2e série (protubérances avancées) a envahi la surface ventrale.

Stade 4 a: La 2e série a atteint son extension maximale. Autour de chacun des bourrelets folliculaires de l'arête, on compte jusqu'à onze et douze ébauches de la 2e série (papilles précoces). La 3e série, à peine signalée au stade 3 *d*, n'atteint point encore le stade de protubérances précoces. Le bourrelet médian mentionné au stade 1 *a* n'a subi aucune augmentation, il ne s'agit donc point d'un bulbe pennigère.

Stade 5 a: Ce n'est qu'à partir de ce stade que l'on peut vraiment parler de protubérances précoces de la 3e série, on la rencontre en effet déjà dans le centre tout entier. Sur les lignes dorsales, elle est placée du côté caudal du bourrelet; sur l'arête elle-même, presque exclusivement du côté ventral du bourrelet et dans les

lignes ventrales, de part et d'autre du bourrelet (fig. 4 G). La 3e série a aussi envahi les bourrelets du cloaque et ce, sur toute la surface circulaire de celui-ci.

Stade 5 c : La 2e série, à quelques exceptions près, a disparu de la surface du tégument, il s'agit là du phénomène de l'enfoncement déjà signalé par Gerber. Il est assez remarquable de constater qu'à ce stade la 3e série est plus nettement visible que la 2e. En effet, cette 3e série s'est multipliée et, sur certains bourrelets, on peut compter de cinq à dix ébauches de la 3e série.

Stade 5 g : Au terme de l'incubation, le c.c. est caractérisé par l'enfoncement complet de la 2e et de la 3e série, alors que la 1re, ayant continué de grandir, atteint le stade filiforme très long.

Centre du bassin.

Stade 1 a : Au début de sa formation (12e-13e jour), ce centre ne compte que trois rangs de quatre à cinq ébauches sans relief remarquable et dont l'emplacement n'est indiqué que par une teinte plus claire du tégument (fig. 5 *a*).

Stade 1 b : Au cours de cette brève période, le c.b. a subi une forte augmentation dans le sens antéro-postérieur (protubérances précoces) (fig. 5 *b*).

Stade 2 a : Le centre s'est surtout étendu en direction caudale : il compte de six à sept rangées longitudinales plus ou moins régulières avec chacune de neuf à dix ébauches, et en outre un certain nombre d'ébauches disséminées et plus ou moins régulièrement ordonnées, surtout en direction caudale. Les ébauches les plus marquantes se trouvent dans la section postérieure (protubérances avancées), (fig. 5 *c*).

Stade 2 b : Le contact entre le c.b., le c.t.f. et le c.d.p. est établi. Les bulbes pennigères les mieux développés (toujours dans la partie postérieure) sont des papilles avancées. Autour des grandes ébauches du c.b., on en remarque un certain nombre d'autres beaucoup plus petites, n'atteignant pas même le stade de protubérances. Comme on le montrera par la suite, il s'agit de petites saillies de la 2e série à peine ébauchée, dont le développement est plus rapide que celui de la 2e série de la plupart des centres. La disposition plus ou moins régulière de nombreuses ébauches chez 2 *a*

manque chez 2 *b*, et c'est là une petite différence, comme je le suppose, résultant du fait qu'il s'agit de deux embryons des sous-espèces différentes *antarctica* et *maccormicki*.

Stade 3 a : On constate 8 rangées principales en longueur et 14-15 lignes transversales peu régulières. Les petites saillies, signalées au stade 2 *b*, qui se rencontrent en particulier en dehors de la zone des lignes principales, ont nettement atteint le stade de protu-

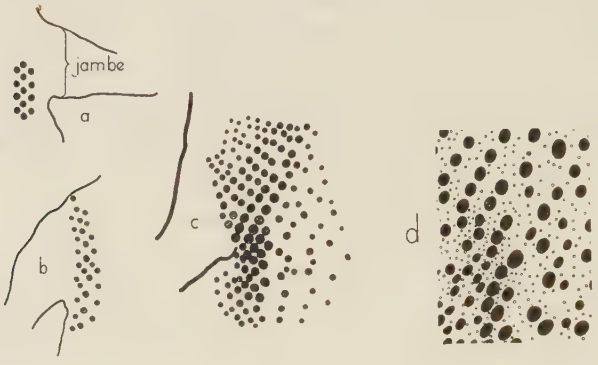


Fig. 5.

Principaux stades du développement de la ptérylose dans le c.b. *a*) stade 1 *a*, les ébauches initiales en quinconce (agr. env. 3 ×); *b*) stade 1 *b* (agr. env. 3 ×); *c*) stade 2 *a*, une partie des ébauches de l'avant ne sont pas représentées, parce que placées sous l'aile (agr. env. 5 ×); *d*) stade 4 *a*, les praepennae ont toutes été enlevées pour permettre l'observation exacte de la position de la 2e série représentée par les points (agr. env. 3 ×).

bérances précoces, alors que les bulbes de la 1re série atteignent dans leur grande majorité le stade papillaire précoce. Par la suite, il sera facile de distinguer quelles sont les ébauches appartenant à la 1re ou à la 2e série (même si elles semblent atteindre parfois la même longueur), car celles de la 2e série conservent toujours un diamètre plus petit à la base.

Stade 3 b : La répartition des praepennae est encore devenue plus irrégulière, à tel point que le c.b. doit être rangé parmi les centres où la disposition géométrique initiale des ébauches est la plus méconnaissable.

Les bulbes pennigères de la 1re série sont particulièrement compacts dans le voisinage de l'insertion postérieure des pattes. Quant à la 2e série, il faut dès maintenant attirer l'attention sur le fait qu'elle ne se développe pas d'une manière uniforme. En effet, le

plus grand nombre d'ébauches de cette 2e série apparaissent plus tardivement et ne grandissent pas aussi rapidement que d'autres. Ceux-ci, moins nombreux, s'allongeront donc plus activement que ceux-là, de telle sorte qu'à première vue, on croit avoir à faire à des bulbes pennigères de la 1re série. Au cours des descriptions suivantes, sous le terme: *type a de la 2e série*, j'entendrai précisément les ébauches plumeuses de la 2e série qui apparaissent plus précocement et dont la croissance est plus rapide que celles qui prennent naissance un peu plus tard: ces dernières seront dénommées: *type b de la 2e série* (ces 2 types de la 2e série correspondent à ceux signalés par GERBER).

Généralement, les types *a* et *b* occuperont par rapport aux ébauches de la 1re série une position plus ou moins déterminée dont la fig. 7 donne un exemple pour le c.d.p.

Stade 3 c: La transition entre le c.b. et les centres voisins: c.d.p., c.d.a., c.s. et c.t.f. est continue. Il n'est donc plus possible de le délimiter d'une manière rigoureuse, mais le c.b. s'étendra approximativement à la région du tégument où le type *a* est plus particulièrement nombreux. La 2e série *b* (protubérances précoces) est maintenant spécialement représentée dans la région initiale, là où les ébauches de la 1re série sont moins espacées. Là où il y a des ébauches du type *a*, le type *b* est beaucoup plus rare (protubérances précoces), comme si l'épiderme n'était pas encore suffisamment préparé pour permettre la pleine extension de la 2e série.

Stade 3 d: Les bulbes pennigères du type *b* n'ont pas encore atteint la même longueur que ceux du type *a*. Les praepennae (stade filiforme avancé) ont recouvert toute la petite surface comprise entre le c.b. et le c.t.f. de telle sorte que, pour l'observation détaillée de cette région, je suis obligé, dès ce stade, d'enlever toutes les ébauches de la 1re série.

Stade 4 a: Bien que les ébauches du type *a* aient rapidement grandi (papilles précoces), elles n'ont point encore rejoint celles de la 1re série (stade filiforme long). Malgré cette différence entre la 1re série et le type *a*, le type *b* se développe aussi bien entre les bulbe de la 1re série que ceux du type *a*; celui-là est au stade de protubérances avancées. Le c.b. en général s'est surtout développé dans le sens longitudinal et en direction caudale (fig. 5 *d*; dans cette figure, les deux types de la 2e série ne sont pas différents).

Stade 5 a: A partir de ce stade, il est impossible de délimiter exactement ce qui appartient au c.b. et au c.t.f., parce que la différence de grandeur des praepennae, constatée aux stades précédents, a disparu. La seule caractéristique du c.b. est que l'espace disponible entre les ébauches de la 1re série y est plus étroit que dans le c.t.f. Par contre, dès maintenant, il sera à nouveau aisé de déterminer quels sont les bourrelets folliculaires appartenant à la 1re série et ceux appartenant à la 2e série *a*. En effet, ce n'est que sur les bourrelets de la 1re série qu'apparaissent les ébauches de la 3e série, tandis qu'on n'en rencontrera jamais sur ceux du type *a* ou *b*.

Stade 5 c: La constatation faite précédemment, que seuls les bourrelets de la 1re série portent des ébauches de la 3e série, se vérifie parfaitement. Le type *a*, parvenu au stade filiforme long, ne manifeste aucune tendance à s'enfoncer, il en est de même du type *b* (papilles avancées).

Stade 5 g: Au terme de l'incubation, l'observation signalée pour le c.c. de l'enfoncement de la 2e série ne se réalise point pour le c.b.; seule la 3e a disparu.

Centre dorsal postérieur.

Stade 1 a: Seule, une rangée de six ébauches pennigères s'étire sur la ligne dorsale médiane à l'arrière de l'embryon sans toutefois continuer jusqu'à l'extrême pointe de la queue. Cette disposition autorise à admettre que la formation de ce centre, au moins pour la partie postérieure, est impaire (fig. 6 *a*).

Stade 1 b: Le centre a progressé en direction céphalique. Il compte maintenant 4-5 lignes longitudinales dont la partie antérieure se sépare en deux branches (fig. 6 *b*), laissant la ligne médiane à nu. Les ébauches ont la tendance à se disposer en quinconce. L'étroite zone antérieure, dépourvue de bulbes pennigères, sera dénommée pseudo-aptérie dorsale; plus tard, elle sera envahie par la 2e série et ne méritera donc pas exactement la dénomination d'«aptérie», au sens que l'on donne à ce terme dans la plupart des descriptions de la ptérylose postembryonnaire.

Stade 2 a: Entre temps, ce centre s'est fortement augmenté, de telle sorte qu'il est entré en contact avec le c.d.a. dans sa section céphalique et avec le c.b. dans les zones latérales. Chaque branche

symétrique de l'avant compte environ une douzaine de rangées obliques (protubérances avancées) (fig. 6 *c*).

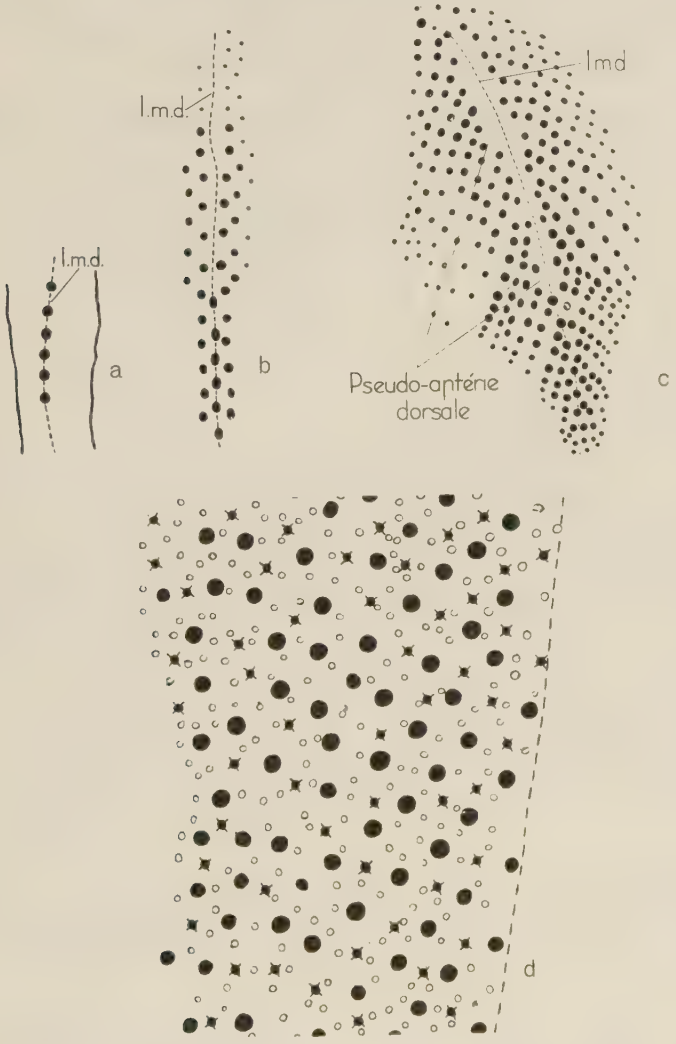


Fig. 6.

Développement du c.d.p. *a*) stade 1 *a*, les premières ébauches ; la ligne médiane dorsale pointillée (agr. env. 4 ×) ; *b*) stade 1 *b*, vers l'avant, la pseudo-aptérie dorsale devient visible (agr. env. 4 ×) ; *c*) stade 2 *a*, les bulbes pennigères sont spécialement concentrés dans la partie caudale (agr. env. 3 ×) ; *d*) stade 3 *b*, section de la partie gauche du c.d.p. La position du type *a* de la 2e série entre les rangées des praepennae est à remarquer (agr. env. 6 ×). Pour l'explication des signes voir fig. 7.

Stade 2 b : Les ébauches les mieux développées (papilles précoces) se trouvent dans la région caudale. La pseudo-aptérie dorsale qui se continue jusque dans le c.d.a., est encore complètement dépourvue de bulbes plumeux. Sur les côtés postérieurs, le c.d.p. est en contact avec la ligne principale du c.c.

Stade 3 a : Le c.d.p. et le c.s. sont en communication. Par conséquent, la liaison entre le c.d.p. et les centres voisins est réalisée au moins en partie; en particulier, le c.d.p. est en contact étroit avec le c.b. Dans la pseudo-aptérie dorsale, de petites saillies apparaissent. Les ébauches les mieux développées se trouvent toujours dans la partie postérieure du centre (papilles avancées).

Stade 3 b : De la glande uropygienne jusqu'au début de la pseudo-aptérie dorsale, sur la ligne médiane elle-même, on compte sept bulbes pennigères de 1re série (fig. 6 *d*). A partir de ce stade, déterminer les limites du c.d.p. et des autres centres en général, devient très difficile, sinon impossible, car les ébauches de la 2e série s'étendent régulièrement et sans différence de grandeur d'un centre à l'autre. Dans le c.d.p. comme dans le c.b. on trouve quelques ébauches du type *a* (papilles précoces et avancées) alors que le type *b* est au stade de protubérances précoces. Mais ici, le type *a* est beaucoup moins bien représenté que dans le c.b.

Stade 3 c : Dès ce stade, on distingue facilement, dans la pseudo-aptérie dorsale, les deux types *a* et *b* de la 2e série; le type *a* en est au stade papillaire précoce; le type *b*, au stade de protubérances précoces. De plus, un certain nombre d'ébauches du type *a* se trouvent à l'intérieur et surtout à la périphérie du c.b. (planche I, fig. 1).

Comme la 2e série s'est étendue à toute la surface, il convient de signaler que, à ce stade, les protubérances précoces et avancées de la 1re série, comparées à celles de la 2e série, sont plus grosses à la base.

D'autre part, il semble que le type *a* de la 2e série occupe une position presque toujours plus ou moins identique par rapport à la 1re série (fig. 7).

Stade 3 d : Les sept ébauches initiales, placées sur la ligne médiane, sont les praepennae les plus fortes (stade filiforme avancé). Immédiatement au-dessus de la glande uropygienne, on remarque une petite zone d'environ vingt papilles avancées, qui se révéle-

ront de la 1re série à croissance plus lente. Dans la pseudo-aptérie dorsale, envahie complètement par la 2e série, les quelques ébauches du type *a* atteignent le stade de papilles avancées et sont donc faciles à distinguer de celles du type *b*, beaucoup plus nombreuses, qui sont au stade de protubérances avancées.

Stade 4 a : Le nombre total des praepennae du c.d.p. en entier s'élève à environ 360. En moyenne, on compte de 3-4 ébauches de la 2e série pour une praepenna. La 2e série est sans changement ; j'ai renoncé à représenter les deux types *a* et *b* de manière distincte, parce que les ébauches des deux types ont dû être enlevées pour une observation exacte du centre, et comme tous les deux ne se distinguent que par leur longueur, il est impossible de représenter leur position respective. Quelques petites saillies de la 3e série sont faiblement ébauchées sur les bourrelets de quelques praepennae.

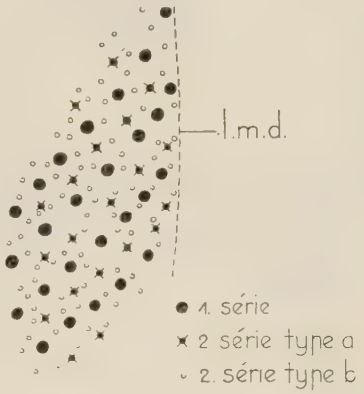


Fig. 7.

Partie du c.d.p. (stade 3 *c*), indiquant la position respective des deux types de la 2e série par rapport aux ébauches de la première (agr. env. 6 ×). l.m.d. = ligne médiane dorsale.

Stade 5 a : La 1re série est au stade filiforme avancé très allongé. Les praeplumae (stade filiforme à peine précoce) du type *a* n'ont pas encore atteint le même développement que les praepennae.

Ce stade marque le véritable début de la 3e série. D'ordinaire, sur chaque bourrelet, on compte de 2-4 ébauches de praefiloplumae. Quelle est la position de cette 3e série ? Les protubérances avancées de la 3e série sont, d'ordinaire, placées sur le côté faisant face à la ligne médiane. Sur cette ligne elle-même, les ébauches de la 3e série sont placées de chaque côté des bourrelets, sauf dans la région antérieure où la 3e série est placée du côté céphalique des bourrelets relativement petits de la 1re série (fig. 8 et 9). Il sera possible, grâce à la présence de cette série, de déterminer pour ce c.d.p. comme pour la plupart des autres centres, l'axe de symétrie dont j'expose la nature dans le chapitre III.

Stade 5 c : Le type *b* est parvenu au stade papillaire précoce. A part ce dernier changement, le stade 5 *c* est identique à 5 *a*.

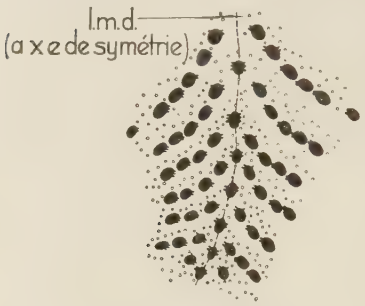


Fig. 8.

Partie caudale du c.d.p. (stade 5 *a*) montrant la position de la 3e série sur les bourrelets de la première. La ligne médiane dorsale (l.m.d.) est en même temps l'axe de symétrie pour la distribution de la 3e série (agr. env. 3-4 ×).

Stade 5 g : La 3e série a disparu de la surface du tégument (phénomène de l'enfoncement). A la base de quelques bourrelets, on remarque encore une petite tache blanchâtre plus ou moins transparente, indiquant la position actuelle de la 3e série dans la profondeur de la peau. La 1re série (stade filiforme très long) a été rejointe par le type *a*, mais le diamètre des ébauches de ce type est de moitié moindre que celle de la 1re série. En outre, comme pour le c.b., on n'observe aucun enfoncement de la 2e série, ce que nous indiquent très nettement les coupes histologiques réalisées pour ce centre.

Centre dorsal antérieur.

Stade 1 a : Le début de la formation du c.d.a., placé exactement entre les insertions des ailes, est nettement symétrique par rapport à la ligne médiane dorsale (fig. 10 *a*). Chaque moitié du centre est caractérisée par trois rangs longitudinaux d'ébauches et comprend tout d'abord une rangée de 9, une 2e rangée de 10-11, puis une 3e rangée de 7-8 ébauches. D'autre part, un certain nombre de saillies à peine visibles se présentent à la périphérie. Comme dans le c.d.p. on observe la disposition initiale, plus ou moins en quinconce, des ébauches plumeuses.

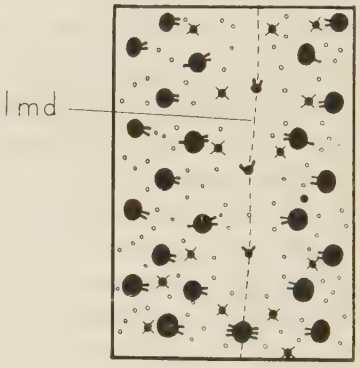


Fig. 9.

Partie antérieure du c.d.p. (stade 5 *a*) montrant la petitesse relative du diamètre des bourrelets de la 1re série le long de la ligne médiane (agr. env. 5 ×).

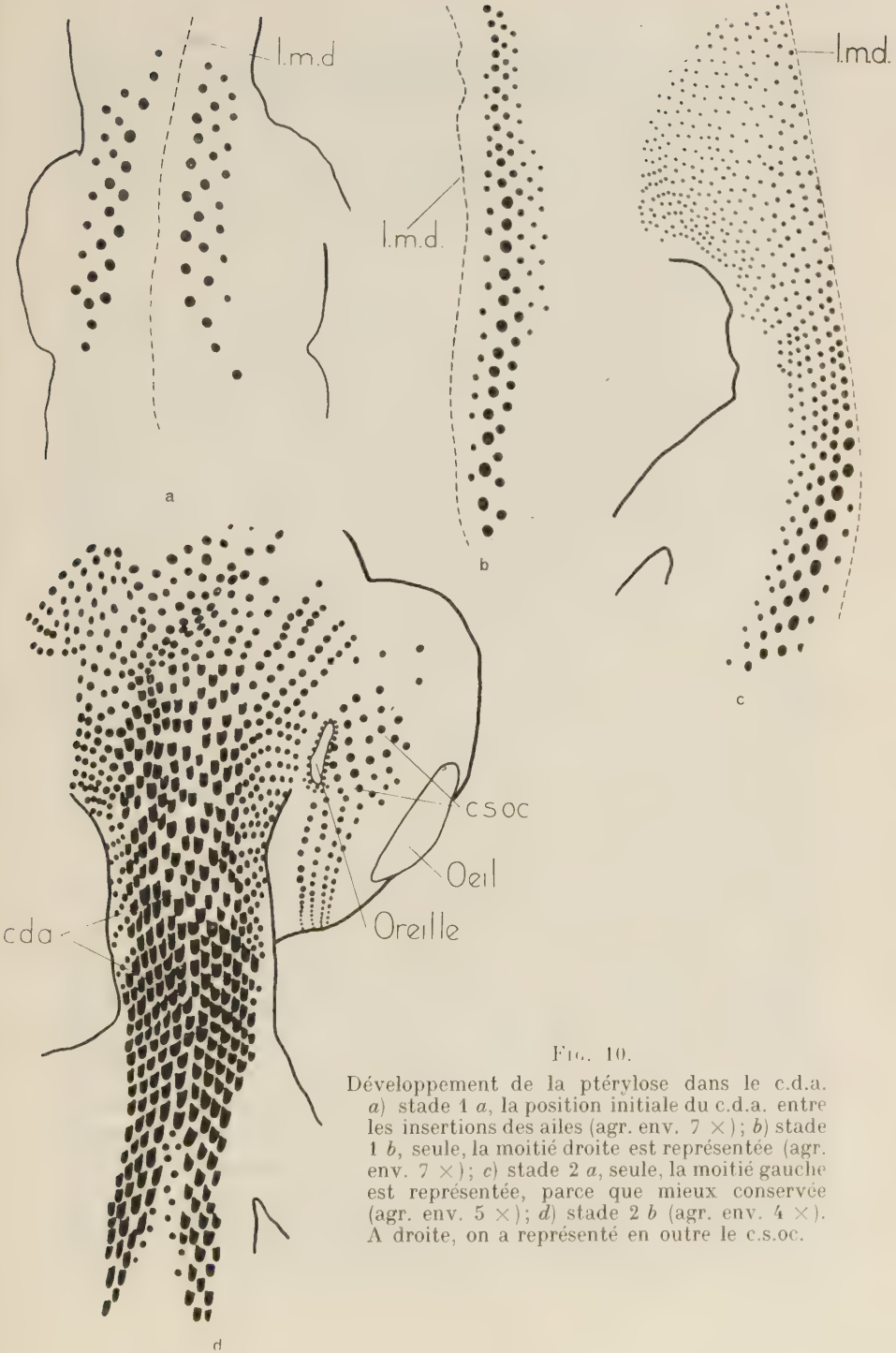


Fig. 10.

Développement de la ptérylose dans le c.d.a. *a*) stade 1 *a*, la position initiale du c.d.a. entre les insertions des ailes (agr. env. 7 ×); *b*) stade 1 *b*, seule, la moitié droite est représentée (agr. env. 7 ×); *c*) stade 2 *a*, seule, la moitié gauche est représentée, parce que mieux conservée (agr. env. 5 ×); *d*) stade 2 *b* (agr. env. 4 ×). A droite, on a représenté en outre le c.s.oc.

Stade 1 b : L'extension de ce centre est surtout prononcée en direction céphalique; une ligne d'ébauches s'est développée entre la première rangée longitudinale et la ligne médiane. Le centre compte donc quatre rangs de protubérances précoces, en outre quelques ébauches se sont développées du côté latéral (fig. 10 *b*). La pseudo-aptérie dorsale mentionnée ci-dessus pour le c.d.p. (encore totalement dépourvue d'ébauches) se continue entre les deux branches latérales du c.d.a.

Stade 2 a : Cette pseudo-aptérie dorsale subsiste au cours de ce stade et se prolonge jusqu'à la nuque bien au-dessus de l'insertion antérieure de l'aile. Dans la partie postérieure, la disposition des bulbes plumeux est nettement en lignes parallèles et, ici, les ébauches sont en partie beaucoup plus grandes que dans la région antérieure (fig. 10 *c*). Une importante progression s'est réalisée en direction céphalique, tandis que l'extension en direction caudale est presque sans changement. Mais, dans la région antérieure, il y a de plus un fort accroissement en direction latérale, alors que dans la partie postérieure, on ne peut observer que six rangées longitudinales.

Stade 2 b : Le c.d.a. est relié au c.d.p. (la limite entre les deux centres ne peut plus se distinguer que par les grandeurs différentes de leurs ébauches). La pseudo-aptérie dorsale est toujours visible, mais un certain nombre de protubérances précoces y apparaissent surtout dans la partie antérieure (fig. 10 *d*). Les bulbes les mieux accusés (papilles précoces) se rencontrent dans les premières rangées signalées. Entre les ailes, on compte de dix à onze lignes longitudinales. Vers l'avant, le c.d.a. dépasse les ouvertures auriculaires, sans toutefois entrer en contact avec le c.v.

Stade 3 a : L'étroite pseudo-aptérie dorsale porte un groupe d'ébauches faiblement accusées de la 2^{e} série, tandis que le centre proprement dit est occupé par des bulbes pennigères de la 1re série au stade de papilles précoces. La 2^{e} série n'est encore que fort peu représentée, comme si l'espace entre les papilles de la 1re série était, pour le moment, trop restreint. Le nombre des rangées placées dans le sens longitudinal, se monte à plus ou moins 16 à la hauteur de l'insertion de l'aile et à plus ou moins 25 dans la région du cou. Le c.d.a. est faiblement entré en contact avec le c.v., surtout dans la partie supérieure de la nuque.

Stade 3 b: Toute la pseudo-aptérie dorsale est envahie par la 2e série (protubérances précoces). Désormais, le c.d.a. se distingue du c.d.p. du fait que nous n'y trouvons point (ou uniquement en petit nombre) les deux types de la 2e série. Celle-ci n'a pas encore progressé jusqu'à l'extrémité céphalique du centre, mais elle s'arrête en dessous du niveau de l'oreille.

Stade 3 c: De l'extrémité postérieure du centre jusqu'à la hauteur de l'oreille, on compte plus de 40 lignes obliques plus ou moins régulières de la 1re série. La croissance des ébauches la plus accentuée (stade filiforme avancé) se rencontre dans la zone caudale du c.d.a. La zone antérieure entre parfaitement en contact avec le centre partiel sous-oculaire du centre du vertex, tandis que, sur les bords supérieurs de la nuque, une liaison est à peine réalisée avec le centre sus-oculaire. En outre, le c.d.a. est en contact avec la partie antérieure du c.p. et surtout avec le c.s. La figure 11 montre les relations entre la partie antérieure du c.d.a. et les c.s.oc., c.sus.oc., c.p.

La 2e série s'est étendue à tout le centre, seule une petite région céphalique en est encore dépourvue. En comparaison avec celui des ébauches de la 1re série, le nombre des bulbes de la 2e série est moins grand que dans le c.d.p. et ceci, comme je le constaterai dans d'autres centres, semble tenir à ce que les ébauches de la 1re série sont moins espacées les unes des autres (2e série: protubérances précoces).

Désormais, le c.d.a. et le c.s. sont reliés sur toute leur longueur par 5-6 lignes intermédiaires de protubérances précoces de la 1re série à croissance plus lente que dans le centre proprement dit.

Stade 3 d: Les praepennae en sont au stade filiforme long. La pseudo-aptérie dorsale est complètement envahie par la 2e série (protubérances avancées). Sur cet embryon, il est assez aisé de distinguer la zone de contact entre le c.d.a. et le c.sus-oc. En effet, au passage entre les deux, les ébauches de la 1re série s'espacent beaucoup plus dans le c.v. et c'est précisément à cet endroit que s'arrête la progression de la 2e série (protubérances précoces). On trouve ici l'illustration d'une des conditions nécessaires à l'extension de la 2e série: *Même si les bulbes pennigères de la première série sont suffisamment espacés les uns des autres* (espace entre deux au moins égal au diamètre de la base d'un bulbe), *pour que la deuxième série*

puisse paraître, il faut en outre que la zone en question se trouve dans le voisinage immédiat d'une région déjà envahie par la deuxième série. Par conséquent, pour la plupart des centres, l'extension de la

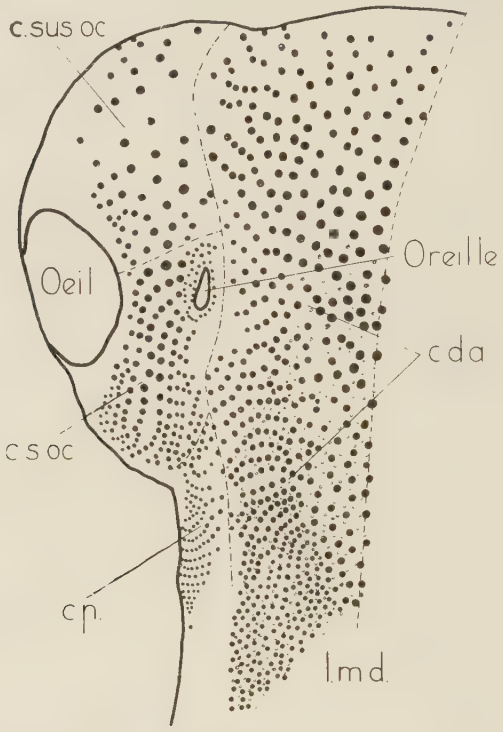


Fig. 11.

Partie antérieure du c.d.a. (stade 3 *c*) (agr. env. 4 ×). –.–.–.–.– = limite entre les divers centres indiqués.

2e série est continue, ne faisant pas de saut à l'intérieur du centre même.

La nuque est encore totalement dépourvue de 2e série, bien que les distances entre les ébauches de la 1re série soient au moins 3-5 fois plus considérables que dans le c.d.a. primitif.

Stade 4 a : Il est encore possible de fixer la limite entre le c.d.a. et le c.d.p., car seules, quelques lignes obliques (2-3) d'ébauches de la 2e série établissent la liaison entre ces deux centres. Dès ce stade, la 2e série a envahi le c.d.a. tout entier et, de là, a pénétré dans le

c.v. Cette 2e série a même envahi la petite surface (dépourvue jusqu'ici de toute ébauche de la 1re série) séparant le c.d.a. et la partie dorsale du c.s.oc. Il en est de même de la surface, libre au stade précédent, entre le c.d.p. et le c.p.

Stade 5 a: Dans la ligne médiane (où la pseudo-aptérie a disparu), les quelques bourrelets de la 1re série qui s'y trouvent, ayant

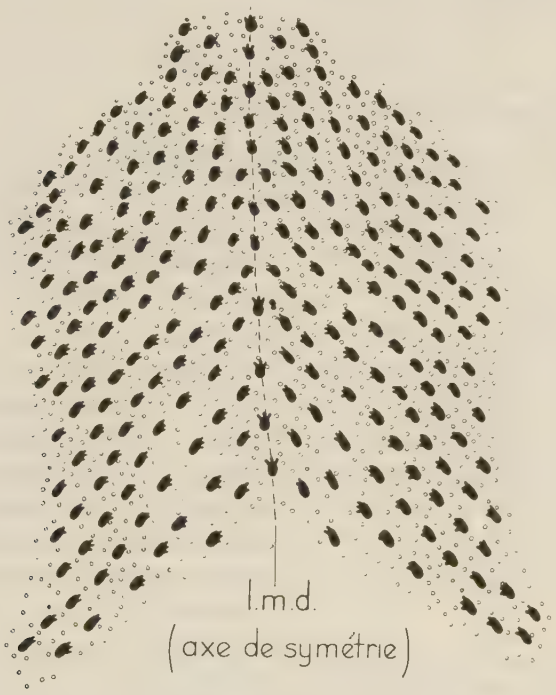


Fig. 12.
Position de la 3e série sur les bourrelets de la 1re série, dans une région du c.d.a. (stade 5 *a*; agr. env. 5 ×).

à peine atteint le stade papillaire avancé, portent déjà des ébauches de la 3e série du côté cranial. La 2e série forme des papilles précoces. Comme pour le c.d.p., grâce à la présence de la 3e série, il est possible de déterminer l'axe de symétrie de ce centre. En effet, les petites ébauches (protubérances) de la 3e série se concentrent sur la partie du bourrelet, face à la ligne médiane. Sur chaque bourrelet, on compte 2-3 ébauches de la 3e série (fig. 12).

Stade 5 c : La 2e série, qui n'a point dépassé le stade de papilles précoces, a tendance à s'enfoncer; en effet, la plupart des ébauches régressent par la base dans l'épiderme, en formant une petite excavation circulaire.

Stade 5 g : La 2e et la 3e série se sont enfoncées, alors que la 1re a continué de se développer et atteint le stade filiforme très long, au moment de l'éclosion.

Centre scapulaire.

Stade 1 a : Le c.s. n'est pas encore visible.

Stade 1 b : Ce centre n'apparaît qu'un jour après ceux dont la description précède. Pour le moment, il n'est représenté que par trois petites rangées d'ébauches faiblement accusées, placées vers l'insertion postérieure de l'aile (fig. 13).

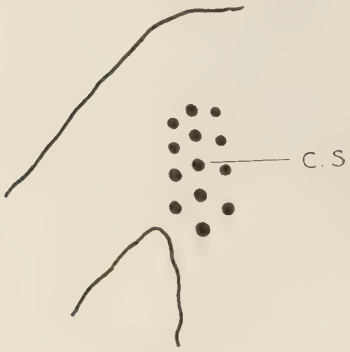


Fig. 13.
La ptérylose dans le c.s. (stade 1 *b*, zone initiale; agr. env. 7-8 ×).

Stade 2 a : Le c.s. s'est rapidement agrandi et occupe en particulier, sur une largeur de sept rangées longitudinales (10-11 ébauches par rangée), l'espace immédiatement contigu à l'insertion inférieure de l'aile. Dès maintenant, ce centre conservera la disposition géométrique des ébauches, une des plus régulières de toute la surface de l'embryon (stade de protubérances précoces). Il est encore complètement isolé (fig. 3 *a*).

Stade 2 b : (1re série: protubérances avancées). Le centre n'a pas tant progressé en largeur qu'en longueur: 8 lignes longitudinales (dans les plus longues: 15-16 ébauches chacune). Le centre dépasse considérablement l'insertion supérieure de l'aile qu'il n'atteignait pas encore au stade 2 *a*; il a progressé surtout en direction céphalique (planche I, fig. 2).

Stade 3 a : Le c.s. compte 8-9 rangées longitudinales avec 15-18 ébauches pour les plus longues. Les mieux développées occupent

toujours la partie caudale (protubérances avancées pour la plupart, et quelques-unes, papilles précoces). Le c.s. est un exemple caractéristique de la formation centrifuge. Un faible contact est établi avec le c.b.

Stade 3 b : Au total, le c.s. comprend 9 rangées longitudinales et 18-19 transversales. Dans la zone postérieure, les ébauches de la 1re série atteignent, pour la plupart, le stade papillaire avancé et même quelques-unes, le stade filiforme précoce. En ce moment, il est possible de trouver, dans le c.s., tous les stades caractéristiques du développement de la 1re série, de protubérances précoces à celui d'ébauches filiformes précoces. Entre le c.s. et le c.d.a., on remarque des ébauches de la 1re série tardive au stade de protubérances précoces. La 2e série est peu apparente dans la partie caudale. Dès ce stade, le c.s. est en contact avec le c.d.a., le c.p. et le c.al. (fig. 3 *b*).

Stade 3 c : Le nombre des ébauches tardives mentionnées ci-dessus a augmenté, les bulbes plumeux les plus avancés (stade filiforme) sont environ 140. En ce qui concerne la 2e série, il convient de noter la manière particulière dont elle occupe souvent l'espace libre losangé entre quatre ébauches de la 1re série. Cette disposition est analogue à celle que je décris ci-après dans le c.abd. (fig. 26). Mais tandis que, dans ce dernier, elle subsistera jusque dans les stades les plus avancés; dans le c.s., cette disposition sera bientôt bouleversée.

Stade 3 d : Sans changement notable par rapport au précédent (stade filiforme avancé): 19-20 ébauches par rangée longitudinale. La 2e série, partant de la zone postérieure, a envahi les deux tiers du centre. Dans la zone occupée par la 1re série tardive (papilles précoces), apparaissent de faibles ébauches de la 2e série qui progresse de l'arrière vers l'avant.

C'est par la marge inférieure et supérieure de l'aileron que le c.s. est en contact avec le c.al. Il n'est plus possible de distinguer la limite entre le c.s. et le c.p., les praepennae ayant, de part et d'autre, atteint le même développement.

Stade 4 a : Le centre compte environ 25 rangées transversales contre 9-10 longitudinales. (1re série: stade filiforme avancé.) La 2e série (protubérances avancées) a envahi le centre tout entier et

chacune des zones périphériques le reliant au c.p., au c.d.a., au c.b. et au c.al. (fig. 14).

Stade 5 a : L'extension de la 2e série est close (toujours au stade de protubérances avancées). C'est sur les surfaces voisines du c.s.

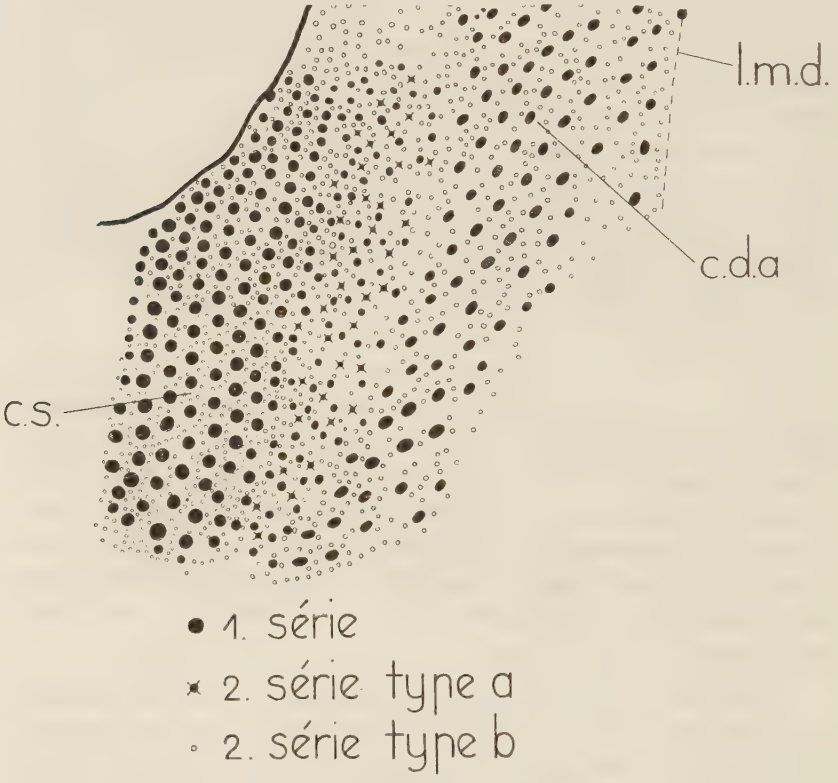


Fig. 14.
Parties principales du c.s. et transition vers le c.d.a. (stade 4 *a*; agr. env. 5 ×).

(mais n'en faisant point partie), du côté du c.d.a. et du c.b. que l'on observe le mieux la différence entre le type *a* et le type *b* de la 2e série. Dans la partie caudale du c.s., la 3e série assiège pour ainsi dire chaque bourrelet de la 1re série, souvent, sur chacun d'eux, au nombre de 8-9 ébauches (fig. 15), qui se disposent de part et d'autre des bulbes de la 1re série.

Stade 5 c: La 1re série continue de s'allonger (stade filiforme long): la 2e série de la zone postérieure en est au stade papillaire avancé; dans la zone antérieure, on trouve les stades de protubérances avancées et de papilles précoces. La 3e série atteint le stade de protubérances précoces. Là où la 2e série est la mieux développée et la plus nombreuse, elle marque une tendance à s'enfoncer.

Stade 5 g: La 2e série a totalement disparu de la surface, et quelques coupes histologiques indiquent sa position exacte sous l'épiderme. Quant à la 3e série, son retrait n'est pas aussi complet, car on l'observe encore sur quelques bourrelets de la zone antérieure, là où elle a grandi en dernier lieu; à l'éclosion, elle aussi, sera totalement enfoncée à l'intérieur du bourrelet.

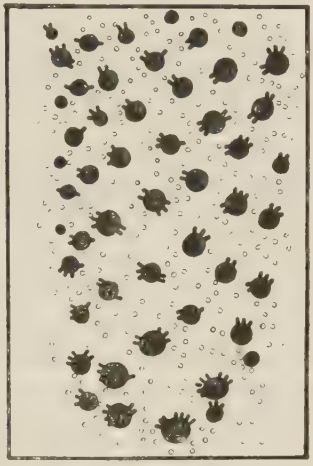


Fig. 15.

Position des bulbes pennigères de la 3e série (praefiloplumae) sur les bourrelets de la 1re série dans la région centrale du c.s. (stade 5 *a*; agr. env. 4 ×.)

Centre alaire.

Avant de décrire le développement détaillé de la ptérylose embryonnaire de l'aile, il est nécessaire de donner un exposé sommaire d'un phénomène particulier touchant surtout à la disposition des grandes pennes ou rémiges de l'avant-bras chez l'adulte.

Parmi les pennes alaires, on distingue les rémiges (« rectrices ») et les tectrices. Les rémiges, à leur tour, suivant leur position sur la main ou sur l'avant-bras, sont appelées les unes: rémiges primaires (pennae primariae sur la main) et rémiges secondaires (pennae secundariae sur l'avant-bras). Les tectrices, de leur côté, ont reçu les dénominations suivantes (voir fig. 17 *a*):

1) tectrices majeures supérieures et inférieures: tectrices les plus proches des rémiges: « tectrices majores ».

2) tectrices médianes supérieures et inférieures: tectrices placées sur la 2e rangée au-dessus ou au-dessous des rémiges « tectrices mediae ».

3) tectrices mineures sur une ou plusieurs rangées.

4) tectrices marginales supérieures et inférieures: celles du bord antérieur de l'aile.

Les tectrices majeures supérieures, considérées dans leur ensemble, forment une rangée longitudinale. Il en est de même des tectrices moyennes et mineures qui formeront, elles aussi, une rangée longitudinale. Il est à peine besoin de signaler que, plus on s'écartera du bord postérieur de l'aile, plus aussi la grandeur des tectrices diminuera, et ceci, aussi bien sur la face supérieure que sur la face inférieure de l'aile.

On peut, en outre, observer des rangs de pennes dont chacune fait partie d'une rangée horizontale différente; il s'agit des rangées transversales. Une de ces dernières unira, par conséquent, des pennes de grandeur plus ou moins diverse et comprendra toujours 2 tectrices majeures (supérieure et inférieure), 2 médianes (supérieure et inférieure), plusieurs tectrices mineures (supérieures et inférieures), une ou plusieurs marginales et enfin, normalement, une rémige.

Je dis normalement, car dans le cas des oiseaux diastataxiques, parmi les rangées transversales de l'avant-bras (comptées de l'articulation cubito-carpienne au coude), la 5e est précisément caractérisée par un vide, là où l'on s'attendrait à trouver la 5e rémige. Ce fait a déjà été observé par Gadow (1888) pour un certain nombre de familles et a reçu tout d'abord le nom d'aquintocubitalisme (Gerbe 1877, Wray 1887, Gadow), par opposition au quintocubitalisme.

Selon les anciens auteurs (Gerbe, Wray, Gadow), la 5e secondaire manquerait, parce que, prétendent-ils, elle a tout d'abord été réduite, puis éliminée. C'est le motif pour lequel ils admettaient que l'aquintocubitalisme était une formation plus poussée, une disposition secondaire.

Mais le fait que, nulle part et à aucun degré de développement, on ne trouve ni trace, ni rudiment de la 5e secondaire a incité Mitchell (1899) et Pycraft (1899) à rechercher une autre explica-

tion. De prime abord, ces auteurs admettent que la 5e secondaire ne fait point défaut comme telle, mais que la brèche, qui caractérise l'aquintocubitalisme, serait causée par un déplacement des ébauches.

1. *Hypothèse de* Mitchell: Selon cet auteur, le quintocubitalisme, qu'il nomme eutaxie, serait un état secondaire dérivé de l'état primaire: « aquintocubitalisme » qu'il appelle d i a s t a t a x i e. Se basant sur les observations recueillies par l'étude de certaines formes intermédiaires (pigeons), il conclut que l'eutaxie est due à un rapprochement secondaire des plumes de l'avant-bras. Une idée semblable avait déjà été formulée par Seebohm (1895).

2. *Hypothèse de* Pycraft: D'après cet auteur, la disposition initiale des pennes alaires obéirait au type de l'eutaxie. Mais chez les oiseaux diastataxiques, les secondaires 1-4 seraient déplacées en direction caudale, c'est-à-dire vers le bord postérieur de l'aile, suivi d'un déplacement correspondant, non seulement des tectrices coordonnées à ces premières secondaires, mais aussi des tectrices qui tout d'abord sont coordonnées à la 5e secondaire. Ces déplacements causeraient une association subséquente de la 5e secondaire avec les tectrices reliées auparavant à la 6e secondaire. Par conséquent, la 5e rangée transversale serait dépourvue de sa rémige, fait qui provoque l'impression d'une brèche.

En conséquence de leur déplacement, les cinq premières tectrices de chaque rangée supérieure primaire se rapprocheraient ensuite des tectrices proximales de la rangée suivante en direction postérieure de l'aile. Ce rapprochement secondaire de tectrices, qui, primitivement, ont appartenu à des rangées horizontales différentes, devient de plus en plus net vers le bord antérieur de l'aile et, le plus souvent, dès la première ou deuxième ligne des minores, il s'ensuit un raccordement complet des cinq tectrices distales d'une rangée et des tectrices proximales de la rangée immédiatement postérieure.

3. *Hypothèse de* Steiner (1917): A la suite de ces auteurs, Steiner, se basant sur un certain nombre d'autres caractéristiques en corrélation avec la diastataxie, en particulier sur le fait qu'à la face supérieure, les cinq pennes distales de chaque rangée de l'avant-bras sont passablement plus grandes, tandis qu'à la face inférieure, les cinq plumes distales de chaque rangée de l'avant-bras, sont, par contre, plus petites que les pennes proximales, en arrive à la conclusion que *les cinq rangées transversales distales de la face supérieure se sont déplacées*, non pas de haut en bas, comme Pycraft l'admettait, mais *de bas en haut*, et à la face inférieure, de haut en bas. C'est à la suite de ces constatations que Steiner donne finalement l'explication suivante de la diastataxie:

« Die heutigen horizontalen Reihen gleichgearteter Federn setzen sich aus zwei Teilen zusammen, von denen jeder distale Teil ursprünglich mit dem proximalen Teil der nächstunteren Reihe eine zusammen-

gehörende Reihe bildete. Der Übergang von einer Reihe zur anderen findet gerade bei der diastataxischen Lücke statt, wobei die fünfte, resp. sechste Transversalreihe zwischen den ursprünglich zusammengehörenden Federn noch eine vermittelnde Stellung einnimmt, wodurch in ihr die Ausbildung einer Schwungfeder unterblieb, obwohl sie auch heute noch aus genau gleich vielen Elementen besteht, wie alle übrigen transversalen Reihen. » La valeur explicative de l'hypothèse de STEINER est incontestablement supérieure à celle des autres explications.

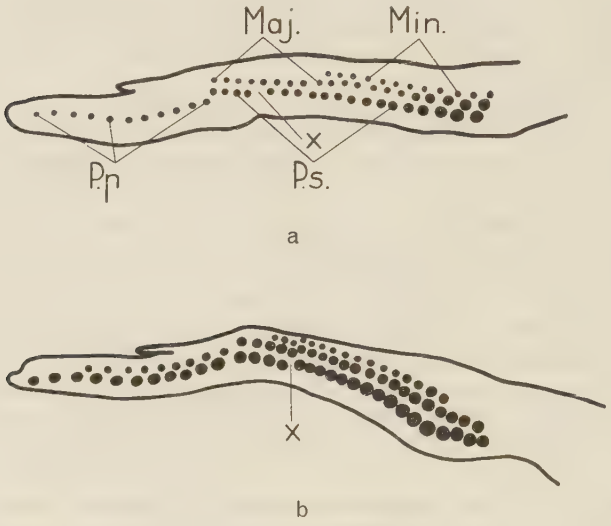


FIG. 16.

La ptérylose dans le c.al. (stades 2 *a* et 2 *b*) vu de haut et d'arrière (agr. env. 15 ×). P.s. = pennae secundariae; P.p. = pennae primariae; X = brèche diastataxique; Maj. = tectrices majeures; Min. = tectrices mineures.

Description de la ptérylose alaire.

Stade 2 a : Le c.al. comprend, sur l'avant-bras, trois lignes d'ébauches bien formées (fig. 16 *a*). La première ligne inférieure, la plus accusée, compte 19 protubérances. Et à ce stade déjà, on observe une nette discontinuité après la 4e secondaire. Sur la main, il y a une ligne de saillies, encore faibles, de rémiges primaires au nombre de 11.

Stade 2 b : Aussi bien l'avant-bras que la main se sont développés. La première ligne inférieure (rémiges) de l'avant-bras compte 20 ébauches avec la brèche diastataxique parfaitement visible

(fig. 16 *b*; planche I, fig. 3). La rangée des majores sur l'avant-bras compte 21 ébauches. Une troisième ligne (tectrices médianes) est en formation ; elle comprend des ébauches au stade de protubérances précoces. On observe déjà que les 4 majeures distales secondaires sont plus fortes et que la 5e majeure supérieure est plus proche du bord postérieur de l'aile que les autres ébauches de la même rangée.

Sur la main, 2 rangées de 11 primariae et de 9 majores apparaissent.

Stade 3 a : Sur l'avant-bras, on compte 5 lignes horizontales de protubérances avancées avec chacune de 20-21 ébauches. La brèche de la 5e secondaire est nette, et le bulbe pennigère de la 5e tectrice majeure semble se déplacer pour obturer l'espace libre, compris entre les 4e et 5e secundariae.

Sur la main, les deux lignes d'ébauches (protubérances précoces) occupent toujours la même position, chaque ligne compte de 10 à 11 bulbes pennigères. Il nous reste à signaler 2 protubérances sur la face supérieure du pouce.

Stade 3 b : La face supérieure de l'aileron comprend, tout d'abord, en partant de l'insertion :

1. *Sur le bras :* vers le bord postaxial, 3 lignes de protubérances précoces. Puis, séparées des précédentes, plusieurs (4-5) rangées d'ébauches à peine formées se continuent jusqu'au bord supérieur.

2. *Sur l'avant-bras :* plusieurs (8-9) rangées d'ébauches dont les plus accusées sont au stade de papilles précoces.

3. *Sur la main* apparaît une troisième ligne correspondant à celle de l'avant-bras et, en plus, 3 petits bulbes sur le bord antérieur.

Sur le pouce : 7 à 8 petites protubérances disposées sur 2 lignes.

Sur la face inférieure de l'aileron :

1. Sur la main, 9 petites ébauches.

2. Sur l'avant-bras, 2 lignes de petites saillies. Seuls, les bulbes de la première ligne inférieure atteignent le stade de protubérances précoces.

3. Sur le bras : 2 rangées de 10-11 petites saillies sont en contact avec le c.p.

Sur le bord supérieur de l'aileron et à la face inférieure, on observe une seule ligne de 36 protubérances précoces s'étendant du point de contact avec le c.p. jusqu'à l'extrémité de la main.

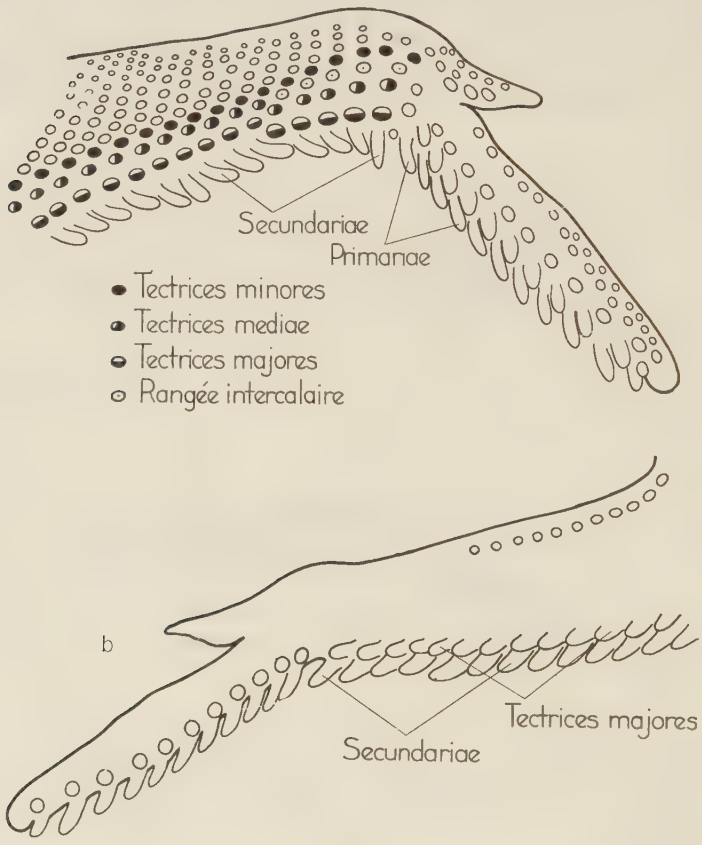


Fig. 17.

Dessin schématique du c.al. au stade 3 *c*. *a*) face supérieure de l'aileron, la disjonction des diverses rangées des praepennae: secundariae, tectrices majores et minores est bien visible (agr. env. 5 ×); *b*) face inférieure de l'aileron; les secundariae sont séparées des majores inf. par suite de leur insertion sur un plan différent (agr. env. 5 ×).

Stade 3 c : Sur le bras, la 1re série atteint le stade de papilles précoces pour les ébauches des rémiges. Sur l'avant-bras, les rémiges en sont au stade de papilles avancées et presque toute la face supérieure est recouverte de 8-9 rangées horizontales correspondant aux tectrices très régulièrement disposées (fig. 17 *a*). C'est au-dessus

de la ligne horizontale des secundariae que l'on remarque les premières ébauches de la 2e série, non représentée sur la fig. 17 *a* (planche I, fig. 4).

Sur la main, point de changement dans la disposition générale. Les ébauches de la première ligne inférieure sont au stade de papilles précoces. A la face inférieure, sur le bord postérieur de l'avant-

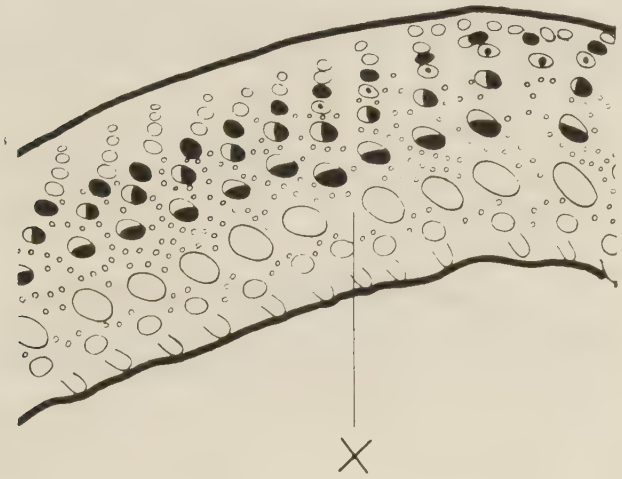


Fig. 18.

Extension de la 2e série à l'intérieur du c.al. vue d'en haut et d'arrière (agr. env. 7 ×). Avant-bras (stade 4 *a*). Pour l'explication des signes, voir fig. 17 *a*. x = brèche diastataxique.

bras et de la main, on observe 2 rangées d'ébauches, dont l'une est celle des rémiges et l'autre, celle des majeures. Sur le bord antérieur de l'avant-bras, une seule rangée occupe la partie proximale à partir du coude (fig. 17 *b*).

Stade 3 d: Aucun changement notable n'est à observer. Le bras est encore totalement dépourvu de la 2e série. On la remarque uniquement entre les bulbes de la 1re série (stade filiforme précoce) des 2 lignes des rémiges secondaires, des tectrices majeures et supérieures de l'avant-bras. Sur la main, encore aucune 2e série.

Aucune variation n'est intervenue dans la disposition des ébauches de la face inférieure (quelques ébauches au stade de protubérances avancées).

Stade 4 a : Sur la face supérieure, la 2e série pénètre maintenant aussi bien vers le bord antérieur que vers le bord postérieur du bras ; la 1re série est au stade de papilles avancées. Sur l'avant-bras, la 2e série a progressé en direction des tectrices mineures supérieures et, en outre, a passé sur la face inférieure jusque dans les tectrices mineures, tandis qu'elle occupe les 3 rangées postérieures inférieures de la main.

Comme l'indique la fig. 18 dans une vue de haut et d'arrière, les majeures et médianes inférieures occupent encore leur position

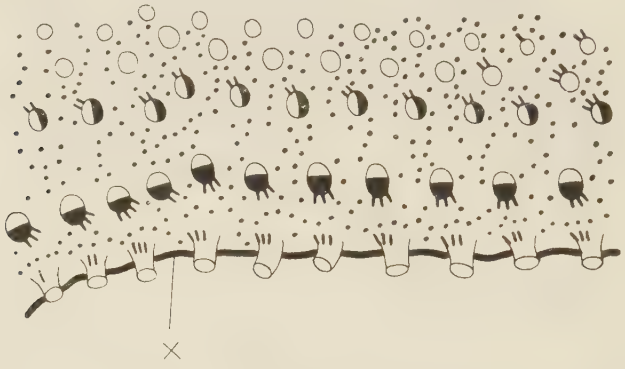


Fig. 19.

C.al. au stade 5 *a*. Position de la 3e série sur les bourrelets folliculaires de la première, dans la région de la brèche diastataxique vue d'en haut et d'arrière (agr. env. 8 ×). Brèche disparue ; pour l'explication des signes, voir fig. 17 *a*.

sur le bord postérieur de l'aileron, de telle sorte que, pour ces ébauches, on ne peut encore parler de position ventrale. La face inférieure du bras et de la main est encore dépourvue de la 2e série.

Stade 5 a : L'aile porte maintenant une 1re série, en général au stade filiforme précoce et une 2e série au stade de protubérances avancées. Dès maintenant, toute la surface supérieure de l'aile est envahie par la 2e série (quelques ébauches de papilles précoces). La 3e série occupe, sur le bras, les 3 lignes inférieures. Sur l'avant-bras, les rémiges, les tectrices majeures et médianes supérieures sont munies de la 3e série, et dans la zone voisine du coude, cette 3e série tend à envahir les rangées mineures. La brèche diastataxique s'est fermée, c'est-à-dire l'aile a acquis un caractère eutaxique, qui, dans l'ontogénèse de *Catarrhacta skua* Brunn., est donc

secondaire (fig. 19 et planche I, fig. 5). Sur la main, on observe la 3e série à l'intérieur de 3 lignes. Toute la face interne de l'aile a été envahie par la 2e série. Mais aucune trace de la 3e série n'est visible.

Stade 5 c : Dès ce stade, la 3e série occupe, sur la face inférieure de l'aile, tous les bourrelets de la 1re série. Sur la face supérieure, la 3e série a envahi toutes les rangées du bras, de l'avant-bras et de la main, à l'exception des 2 lignes marginales supérieures.

Stade 5 g : Au terme de l'incubation, on ne constate plus aucune zone libre d'ébauches, à l'exception d'une petite surface triangulaire sur la face externe du coude. Au contraire de *Larus*, la 2e série vers la fin de l'incubation s'enfonce complètement. Donc, on ne rencontre pas 2 types de croissance *a* et *b*.

Centre du vertex.

Stade 2 a : Celui-ci se compose de trois centres partiels:

1. *c.sus.oc. :* celui-ci est situé au-dessus de l'œil, sur le vertex. Les centres de gauche et de droite entrent en contact par leur extrémité antérieure, à la racine du bec; à part ce point de jonction, ils sont séparés par une pseudo-aptérie longitudinale. On distingue de chaque côté environ 9 rangées longitudinales principales d'ébauches de la 1re série (fig. 20 *a*).

2. *c.s.oc. :* il est situé au-dessous de l'œil et permet de distinguer 4 rangs principaux de bulbes de la 1re série, la zone la plus large se trouve dans la région de l'oreille et un groupe d'ébauches mieux concentrées touche l'ouverture auriculaire.

3. *c.com. :* il est placé au-dessous du c.s.oc. dans la région postérieure de la mandibule et montre un premier prolongement vers la pointe du bec et un autre en direction du cou.

Stade 2 b : Les c.s.oc. et c.com. se sont confondus, de plus le dernier est tangent au c.p., alors que le c.s.oc. est encore nettement séparé du c.sus.oc. Le c.s.oc. entoure maintenant complètement l'ouverture auriculaire. La pseudo-aptérie longitudinale entre les c.sus.oc. a disparu (fig. 20 *b*), la 1re série a atteint le stade de protubérances précoces.

Stade 3 a : Les c.sus.oc. réunis comptent au total plus de 20 rangées principales d'ébauches (protubérances avancées en partie),

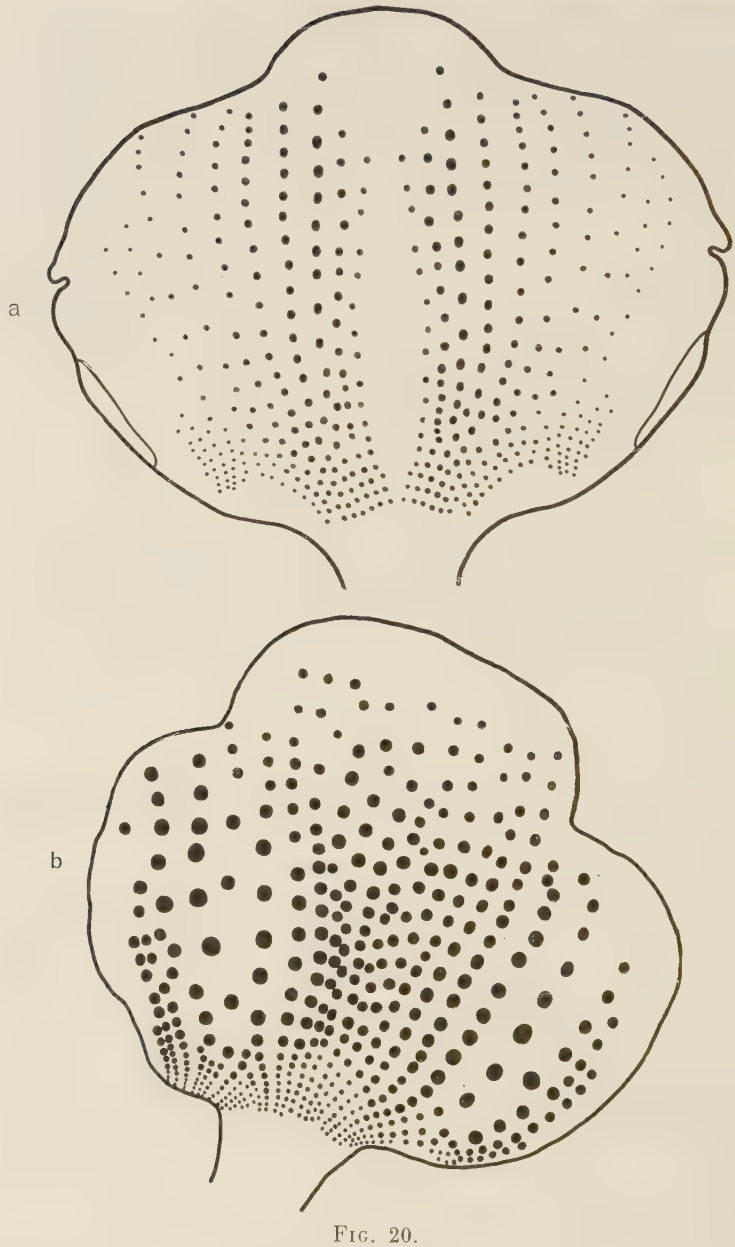


FIG. 20.

Divers stades du développement de la ptérylose du c.sus.oc. *a*) stade 2 *a*, la zone médiane du c.sus.oc. est encore dépourvue d'ébauches (agr. env. 9 ×); *b*) stade 2 *b*, les grandes taches noires indiquent bien la grosseur des ébauches de la 1re série vues de haut (agr. env. 5 ×).

qui sont assez régulièrement disposées de la racine du bec en direction du vertex. Dans le voisinage de la racine du bec, les ébauches deviennent de plus en plus petites en se concentrant davantage. C'est un peu au-dessus de l'oreille que le c.sus.oc. entre faiblement en contact avec le c.d.a.

Dans le c.s.oc., les ébauches les mieux développées se rencontrent entre l'œil et l'oreille, on en compte environ 6-8 rangées, plutôt courtes et plus ou moins régulières. Le nombre des ébauches du pourtour de l'oreille a augmenté (fig. 3 *b*). Le c.s.oc. est maintenant tangent au c.d.a., tandis qu'on constate une transition continue entre le c.com. et le c.p. Bien que les espaces entre les bulbes plumeux soient suffisants, on ne trouve encore aucune trace de la 2e série.

Selon les indications données ci-dessus, il apparaît clairement que la formation du c.v. ne part point d'une seule et unique zone, comme pour tous les autres centres, mais de trois points différents qui ne fusionnent que dans la suite du développement embryonnaire.

Stade 3 b : Les 2 centres sus.oc. réunis comptent environ 24 lignes de bulbes pennigères au sommet de la tête et une vingtaine à la racine du bec; c'est dans la région centrale que les ébauches sont les plus grandes (protubérances avancées). Les c.sus.oc. réunis et le c.d.a. sont complètement confondus et, à partir de ce stade, il n'est plus possible de les délimiter avec exactitude, les ébauches étant de grandeur identique au passage de l'un à l'autre.

Derrière l'oreille, à part 2 rangs de bulbes sur le pourtour même de l'oreille, on observe toujours un petit espace libre de toute ébauche. A l'intérieur des 2 c.s.oc. et com., les bulbes les plus grands se trouvent dans le voisinage antérieur de l'oreille (protubérances précoces).

Stade 3 c : La plupart des ébauches du c.sus.oc. sont au stade de protubérances avancées, quelques-unes, même, au stade de papilles précoces. Le nombre des rangées n'a pas subi d'augmentation, elles continuent à se maintenir assez régulières. A la racine supérieure du bec, les ébauches, bien que très serrées, sont malgré tout rangées sur 24-25 lignes sans être ordonnées, toutefois aussi régulièrement qu'au vertex. De part et d'autre de la ligne médiane du vertex, on observe d'abord 2 rangs de protubérances avancées,

puis 3 rangs de papilles précoces et enfin, de nouveau, 6-7 lignes de protubérances avancées. Il est intéressant de constater que c'est précisément entre les bulbes des 3 rangs les mieux développés qu'apparaît la 2e série; donc là où, au cours des premiers stades, on a signalé les premières ébauches de la 1re série.

A l'exception de la partie inférieure de l'œil, là où la membrane nictitante est visible, les paupières sont occupées par deux lignes de petites saillies (fig. 3 *d*). Quant au pourtour de l'oreille, il est entouré de deux rangs de protubérances avancées nettement plus concentrées que les voisines.

Stade 3 d: La plupart des bulbes pennigères de la 1re série sont très espacés les uns des autres. De part et d'autre de la ligne médiane du vertex, la 2e série occupe 7 interlignes; elle a donc plutôt progressé en direction latérale qu'en direction longitudinale, car elle ne se rencontre pas encore sur la racine du bec, ni dans les zones externes du c.sus.oc. (en bordure des paupières), elle est circonscrite à la partie nuchale et à la zone centrale.

Quelques petites ébauches de la 2e série ont envahi le c.s.oc. et le c.com. Les deux rangs d'ébauches concentrées autour de l'oreille sont au stade de papilles précoces, mais sans 2e série.

Stade 4 a: En général, la 1re série n'a pas dépassé le stade de papilles précoces; sur le vertex seulement, quelques-unes sont des papilles avancées. Dès ce moment, à part une étroite surface sur le pourtour de l'œil et une zone à la racine du bec, toutes les régions du c.v. sont occupées par la 2e série (fig. 21).

Stade 5 a: La 2e série a atteint son extension complète, car, à part une petite zone au-dessous de l'œil, elle a envahi les trois centres partiels en entier, et même la petite surface semi-circulaire, derrière l'oreille, qui, jusqu'ici, était à nu. Dans une large mesure, les trois centres partiels sont envahis par la 3e série (2-3 ébauches par bourrelet). Elle est même faiblement apparue sur les bourrelets du pourtour de l'oreille, mais non sur ceux des paupières.

Stade 5 c: Autour de l'œil, la 1re série est au stade filiforme précoce, tandis que, en général, elle est au stade filiforme très long. Quant à la 2e série, la plupart des ébauches ont atteint le stade de protubérances précoces. Désormais, la 3e série est présente dans tout le centre, à l'exception de petites zones au voisinage des commissures et sous l'œil même. Dans la zone parotique, la 2e série

n'est plus aussi bien marquée qu'au stade 5 *a*, elle tend à s'enfoncer, ce qui, d'ailleurs, est déjà réalisé par un certain nombre d'ébauches.

Fig. 21.
Extension de la 2e série dans le c.sus.oc. (partie gauche) (agr. env. 6 ×).

Stade 5 g : Jusqu'au terme de l'incubation, en général, la 1re série ne s'est pas autant allongée dans le c.v. que dans les autres centres, peut-être, est-ce là une conséquence du fait que l'extension en surface des trois centres partiels est plus lente que dans tous les autres, y compris le c.t.f., le c.abd. et le c.p. ? Au contraire de *Larus ridi-*

bundus, mais comme chez *Sterna hirundo*, au moment de l'éclosion, *Catharacta skua* est caractérisé par l'enfoncement de la 2e et 3e série dans le c.v. presque en entier, exception faite d'une étroite petite zone immédiatement en dessous de l'œil, là où ces deux séries sont devenues visibles en dernier lieu. La petite région sur le pourtour de l'oreille, longtemps privée de toute ébauche, est, elle aussi, marquée par une 2e série enfoncée. C'est dans la région postérieure du c.sus.oc. que l'on peut encore le mieux observer la position présente de la 3e série, parce que ses ébauches transparaissent à l'intérieur des bourrelets.

Centre tibio-fémoral.

Stade 2 a : Il s'agit d'un centre de petite superficie, en contact avec le c.b. presque dès les premiers stades (fig. 3). Le développement ne sera indiqué d'une manière détaillée que pour la partie extérieure de la cuisse; la surface interne ne faisant pas preuve d'une allure différente. En général, la disposition des ébauches de ce centre est moins régulière que dans la plupart des autres centres.

Stade 2 b : Désormais, le c.t.f. est en contact étroit avec le c.b. et seule, la densité plus forte des bulbes du c.b. permet encore de les distinguer approximativement l'un de l'autre.

Stade 3 a : La 1re série a gagné toute la surface de la cuisse aussi bien à l'extérieur qu'à l'intérieur. Le nombre des ébauches est d'environ 90 à l'extérieur (fig. 3).

Stade 3 b : Après être entré en contact avec le c.abd. par la région intérieure, le c.t.f. a été envahi par la 2e série (fig. 3). On remarque déjà une faible différence de développement parmi les ébauches de cette série. Peut-être le voisinage immédiat du c.b. exerce-t-il une certaine influence sur la formation de la 2e série du c.t.f. ? La 1re série a atteint le stade de protubérances avancées (planche I, fig. 6).

Stade 3 c : Les types *a* et *b* de la 2e série sont bien visibles dans le c.t.f. A la limite inférieure, la 1re série a atteint le stade de protubérances avancées et, vers la limite supérieure, du côté du c.b., le stade de papilles avancées.

Stade 3 d : Le plus grand nombre des ébauches de la 2e série appartient au type *b* (protubérances précoces). Même si le type *a*

est presque de longueur identique à celle de la 1re série, les ébauches respectives de l'une et de l'autre sont faciles à déterminer, car ici, comme dans le c.b. et le c.d.p., le type *a* est caractérisé par le fait que, toujours, la base des bulbes plumeux est plus étroite, plus frêle que celle des ébauches de la 1re série.

Stade 4 a : Sur le côté externe de la cuisse, la 1re série atteint le stade filiforme et sur le côté interne, le stade de papilles avancées. Le type *a* de la 2e série a la forme de papilles avancées; le type *b*, celle de protubérances avancées. Cette différence de grandeur entre les deux types de la 2e série est semblable à celle des *Laridae* étudiés par Gerber (fig. 22).

Stade 5 a : La 2e série continue de se développer normalement, les ébauches du type *a* atteignent le stade filiforme précoce et ne se distinguent que peu de celles de la 1re série; celles du type *b*, le stade de papilles avancées. Ni l'un, ni l'autre de ces deux types n'ont tendance à s'enfoncer. Seuls, quelques faibles bulbes de la 3e série apparaissent.

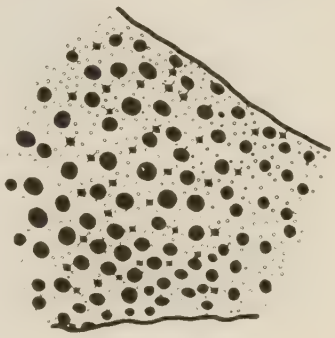


Fig. 22.

Position respective des deux types *a* et *b* de la 2e série dans le c.t.f. (stade 4 *a*). Pour les signes, voir fig. 7 (agr. env. 7 ×).

Stade 5 c : La 3e série s'est étendue à tout le c.t.f., mais elle est plus nombreuse sur les bourrelets de la 1re série au voisinage du c.b. On l'observe continuellement sur le côté dorsal du bourrelet. Quant à la 2e série, elle reste stationnaire jusqu'au terme de l'incubation.

Stade 5 g : On n'observe plus aucun changement dans la disposition et le nombre des ébauches des trois séries; la 1re série est au stade filiforme très long; la 2e série a conservé le même aspect et la même grandeur que précédemment, de plus elle ne manifeste aucune tendance à s'enfoncer. Quant à la 3e série, elle n'est plus visible à l'extérieur des bourrelets folliculaires; seulement à l'intérieur, lorsqu'ils sont suffisamment transparents.

Centre abdominal.

Stade 2 a: Dans la partie ventrale de *Catharacta*, on observe deux centres pairs: le c.abd. et le c.p. Au début, ils sont complètement isolés l'un de l'autre. Le c.abd. entoure l'insertion ombilicale de 3-4 rangées longitudinales, mais immédiatement au-dessus de cette insertion le nombre de ces rangées augmente jusqu'à 7 et 8 pour se terminer vers le tiers inférieur de la surface ventrale (fig. 23). Les deux c.abd. sont isolés l'un de l'autre par l'« aptérie » ventrale. La grandeur des ébauches (protubérances précoces) décroît de l'arrière vers l'avant.

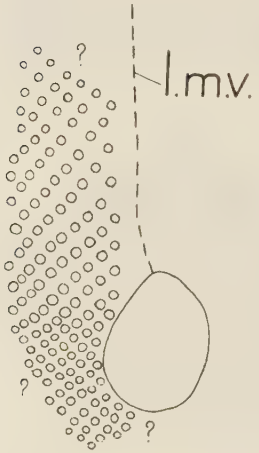


Fig. 23.

Représentation schématique de la zone initiale du c.abd. (stade 2 *a*). Le traitement préalable subi par cet embryon ne nous a pas permis de déterminer exactement le nombre et la position détaillée des ébauches de ce centre. (Agr. env. 7×). l.m.v. = ligne médiane ventrale.

Stade 2 b: En comparaison avec le stade 2 *a*, le c.abd. s'est étendu presque du double en direction céphalique. Dans la zone postérieure du centre qui est la zone initiale, les ébauches ont atteint le stade de protubérances avancées, alors que dans la région antérieure, elles sont au stade de protubérances précoces. Par conséquent, au contraire de *Larus* et de *Sterna* (Gerber), la ptérylose embryonnaire abdominale de *Catharacta skua* représente un centre de plumes et non un champ plumeux, car les ébauches, dont la formation a débuté aux alentours de l'insertion ombilicale, se distinguent nettement, de l'arrière vers l'avant, et par le moment où elles apparaissent et par leur grandeur (à l'arrière: protubérances avancées; à l'avant: protubérances précoces). Le contact s'est établi entre le c.abd. et le c.pect. vers le milieu de la poitrine (fig. 24 *a*). Dans sa partie caudale, le c.abd., après avoir contourné l'ombilic, se termine à la base du bourrelet cloacal, et c'est, à cet endroit, que les deux c. abd. se rejoignent sur la ligne médiane.

Stade 3 a: Le centre compte, jusqu'au point de rencontre avec le c.p., 20-25 lignes obliques avec, en moyenne, de 8-11 ébauches sur

chacune; les plus grandes (protubérances avancées) sont situées autour de l'ombilic. Les c.abd. s'insèrent vers l'avant entre les 2 c.pect. et les lignes obliques du c.abd. se continuent presque régulièrement par celles du c.p.

Stade 3 b : Les ébauches de la 1re série atteignent le stade de papilles précoces, au moins pour quelques ébauches autour de

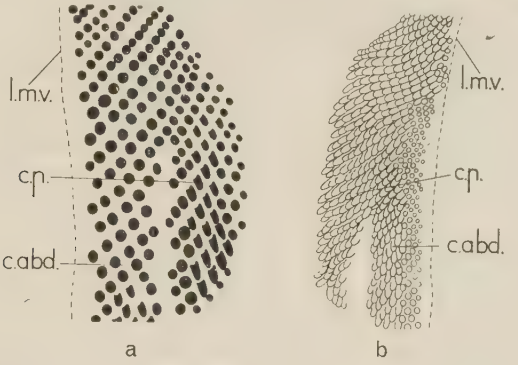


Fig 24.

Sections découpées dans la zone de jonction du c.abd. et du c.p. Les ébauches sont dessinées en projection verticale. *a*) stade 2 *b*, moitié gauche (agr. env. 6 ×); *b*) stade 3 *b*, les ébauches plumeuses de la 1re série se recouvrent réciproquement à la manière de tuiles (agr. env. 4 ×).

l'insertion ombilicale. Dès ce stade, les c.abd. et pect. forment une unité qui s'étend jusqu'à la zone gutturale et entrent ainsi en contact avec le c.com. Vers l'arrière, le c.abd. est en liaison avec le c.c. et le c.t.f. (fig. 24 *b* et planche I, fig. 7).

Stade 3 c : La disposition générale du centre est sans changement notable par rapport au stade précédent. L'« aptérie » médiane ventrale commence à se couvrir, immédiatement au-dessus du pédoncule ombilical, de petites saillies faiblement ébauchées. Les ébauches les plus grandes atteignent le stade de papilles avancées (partie caudale du centre). La 2e série a fait son apparition dans la région située dans le voisinage de l'ombilic, là où les ébauches de 1re série se sont un peu écartées; mais il faut noter que l'espace existant entre les ébauches pennigères de la 1re série est, en général, plus faible pour le c.abd. que pour les autres centres décrits jusqu'ici.

Stade 3 d : La progression de la 1re série est terminée et seules, quelques ébauches tardives apparaissent sur les bords de l'« aptérie »

ventrale. La 2e série (protubérances avancées), par contre, a progressé de la partie caudale jusque dans le voisinage du point de contact avec le c.p. Plus à l'avant, les ébauches de la 1re série ne sont pas encore suffisamment espacées pour permettre la croissance

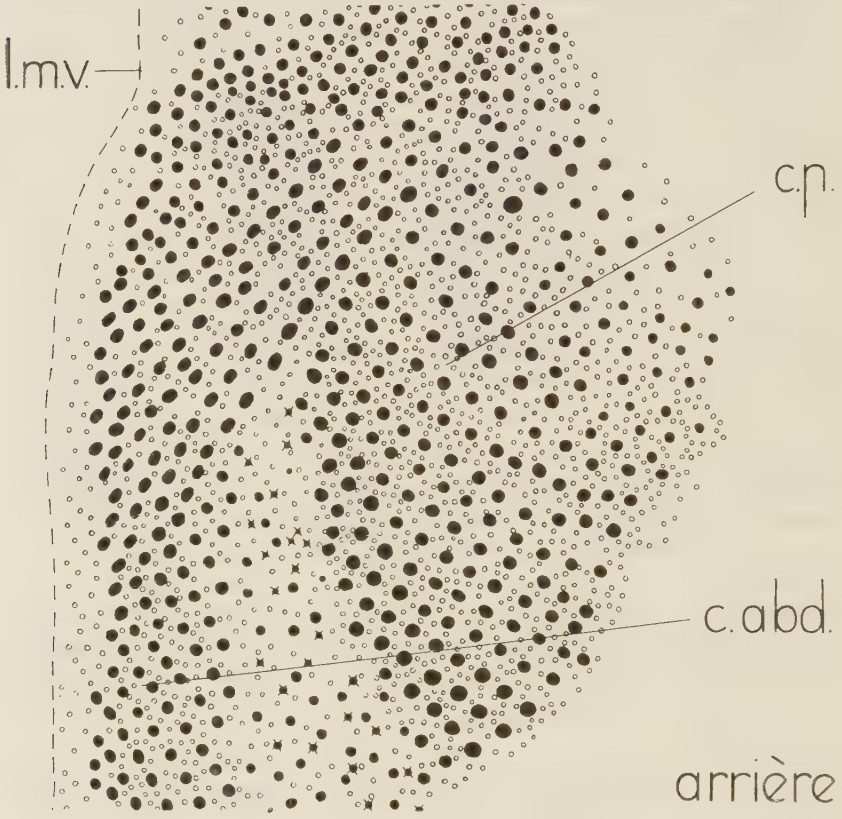


Fig. 25.

Vue partielle du c.abd. et du c.p. (stade 4 *a*). l.m.v. = ligne médiane ventrale (agr. env. 7 ×).

de la 2e série. Dans la partie caudale, on observe des ébauches de la 1re série au stade filiforme précoce, mais plus à l'avant, seulement au stade de papilles précoces.

Stade 4 a : Le centre tout entier est envahi par la 2e série; toutefois, en général, elle semble moins concentrée que dans le c.p. au stade identique. De même, l'« aptérie » ventrale est occupée

par de petites protubérances de la 2e série: seule, une étroite surface longitudinale (suture abdominale) en est dépourvue (fig. 25).

Stade 5 c: La 3e série, après avoir paru sur quelques ébauches de la partie caudale au cours du stade 4 *a*, s'est étendue au centre tout entier de l'arrière vers l'avant. Dans la partie immédiatement postérieure à la zone de jonction avec le c.p., entre les deux centres abd., la 3e série permet de déterminer un axe de symétrie, axe qui, ici, coïncide avec la ligne médiane ventrale (fig. 26). Dans la partie caudale du c.abd., la plupart des bourrelets de la moitié externe du centre, portent la 3e série sur le côté interne; et les bourrelets de l'autre moitié (moitié intérieure), sur le côté externe. La 1re série en est au stade filiforme très long; la 2e série est sans changement; la 3e série, au stade de protubérances avancées. Dans la partie caudale, les bourrelets portent en général 4-5 ébauches de la 3e.

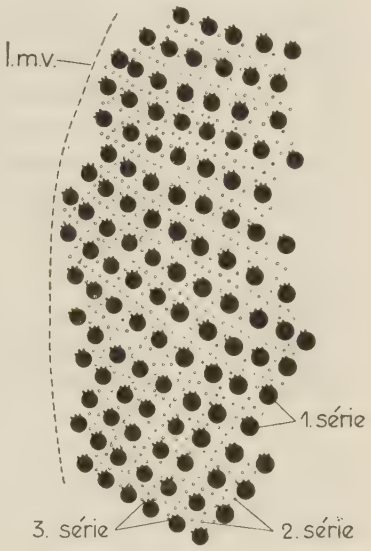


Fig. 26.

Partie du c.abd. montrant la disposition géométrique des ébauches des trois séries. Sont en particulier remarquables : 1) la disposition en quinconce des bulbes de la 1re série; 2) le groupement par cinq des ébauches de la 2e série; 3) la position constante des bulbes de la 3e série sur le côté céphalique des bourrelets de la première (agr. env. 8 ×).

Il est assez remarquable que la 3e série, bien qu'apparue plus tardivement, ait atteint la même longueur que la 2e série. Celle-ci subit donc un certain arrêt de croissance.

Stade 5 c: La 2e série ne s'est plus allongée. Dans l'« aptérie » ventrale, les bourrelets de la 1re série (stade filiforme précoce) portent déjà de 2 à 3 ébauches de la 3e série. Dans la partie caudale du centre (où elle s'est manifestée en premier lieu), la 2e série s'enfonce alors qu'elle a atteint le stade de papilles précoces. En surface, on n'aperçoit plus que quelques pointes bien frêles, qui, seules, nous indiquent la position présente de cette série.

Stade 5 g : A la fin de la période d'incubation, le c.abd. ne comprend plus que la 1re série bien visible (filiforme très long) alors que la 2e ainsi que la 3e sont complètement enfoncées.

Centre pectoral.

Stade 2 a : Au début de sa formation, le c.p. est parfaitement délimité (fig. 27) et s'étend en grande partie en face de l'insertion de l'aile. Les bulbes pennigères les mieux marqués se trouvent dans la zone caudo-extérieure du centre (protubérances précoces).

Fig. 27.
Début de la ptérylose dans le c.p. au stade 2 *a* (agr. env. 4 ×).

Stade 2 b : L'extension du c.p. en direction céphalique est très rapide, à tel point que maintenant il a progressé jusqu'au cou. Les ébauches atteignent le stade de protubérances avancées et quelques-unes, dans la partie caudale, portent une petite pointe. Jusqu'au point de contact avec le c.abd., on compte 9-10 lignes transversales de 8-10 bulbes pennigères régulièrement disposés. La progression du centre s'est réalisée spécialement vers l'insertion de l'aile.

Stade 3 a : Jusqu'au cou (zone sous la mandibule inférieure), on compte 29-30 rangées obliques de 10-12 protubérances avancées. Les ébauches décroissent légèrement du bord extérieur au bord intérieur du c.p. Vers l'avant, le c.p. a établi la liaison avec le c.com. du c.v.

Stade 3 b : La zone intermédiaire (planche I, fig. 7) entre le c.p. et le c.abd. est presque totalement à nu. A ce stade de la période embryonnaire, le c.p. est le seul, avec le c.al. et le c.v., qui soit caractérisé par l'absence de la 2e série. Sur toute sa longueur, le c.p. compte 29-30 lignes obliques. Les ébauches les plus longues (stade papillaire précoce) occupent toujours la zone caudale externe du centre dans le voisinage immédiat de la face interne du c.t.f. et elles sont régulièrement disposées en quinconce.

Stade 3 c : La disposition des ébauches se conserve très régulière, le nombre des rangées longitudinales s'élève de 12-13 et celui des lignes obliques, de la naissance du cou jusqu'à l'extrémité

caudale du centre, est resté identique. Les ébauches les plus longues sont au stade filiforme avancé.

La 2e série apparaît dans la partie caudale du centre sous la forme de faibles protubérances. Il convient de remarquer que la 2e série avant de progresser en direction céphalique occupe d'abord toute la largeur postérieure du centre. Il s'agit là d'une des caractéristiques de la progression de la 2e série. La zone intermédiaire entre le c.p. et le c.abd. s'est recouverte de petites saillies de 2e série.

Stade 3 d : Une petite zone rectangulaire dépourvue de toute ébauche se trouve au passage entre le c.p. et le c.d.a., en dessus de l'insertion de l'aile. La 2e série a progressé jusqu'à la zone gutturale entre les bulbes pennigères de la 1re série (filiforme long). D'une manière générale, le c.p. fait preuve d'un développement plus avancé que le c.abd.

Stade 4a : Les premières ébauches de la zone intermédiaire entre le c.p. et le c.abd. atteignent le stade de protubérances très avancées; quelques-unes même, le stade de papilles précoces. Dans cette zone et celle séparant le c.p. du c.b., on aperçoit la 2e série (petites protubérances) en grand nombre.

Stade 5 a : Les caractéristiques indiquées pour la 3e série du centre abd. peuvent s'appliquer au c.p. La grande majorité des ébauches de la 3e série est placée sur le côté intérieur du bourrelet, face à la ligne médiane ventrale. Dans la zone intermédiaire entre le c.p. et c.abd., on observe qu'un petit nombre d'ébauches de la 2e série se développe plus rapidement que d'autres. Il s'agit donc là des deux types *a* et *b* qui, toutefois, ne sont représentés que sur une étroite surface. Cette dernière, bien que les bulbes pennigères de la 1re série y atteignent à peine le stade de papilles précoces, est déjà envahie par la 3e série. La 2e série n'a subi aucun changement ni dans le centre proprement dit, ni à l'extérieur.

Stade 5 c : La 1re série continue à s'allonger, de telle sorte que les bourrelets prennent de plus en plus de relief, ce qui semble faciliter la formation de la 3e série (2-3 sur chaque bourrelet). Quelques ébauches de la 2e série (stade papillaire) commencent à s'enfoncer surtout dans la partie caudale du c.p.

Stade 5 g : Comme on l'a vu pour les autres centres où la 2e série n'apparaît que sous un seul type, au moment de l'éclosion, la 2e et

la 3e série commencent à s'enfoncer peu à peu dans l'épiderme et le derme. Dans le c.p., seules quelques ébauches de la zone intermédiaire (type *a*) ne montrent aucune tendance semblable.

CHAPITRE III

COMPARAISON DE LA PTÉRYLOSE DE *CATHARACTA SKUA* BRÜNN. AVEC CELLE DES ALECTOROMORPHAE DÉCRITE PAR GERBER

A. Les trois séries de *Catharacta Skua* Brünn. comparées a celles de *Larus ridibundus* L. et de *Sterna hirundo L.*

Jusqu'ici, seul le développement de la ptérylose de quelques représentants des Alectoromorphes (*Gallus*, *Vanellus*, *Larus*, *Sterna* et *Fulica*) et d'un seul Colymbimorphe (*Podiceps cristatus* L.) a été observé et publié. (Gerber et Portmann.) Cette étude détaillée de la genèse du plumage de ces quelques genres et celle faite pour *Catharacta skua* Brünn. vont nous permettre d'établir d'utiles comparaisons. Nous le faisons d'autant plus volontiers que, selon les indications biologiques fournies au début du chapitre premier, *Catharacta skua* Brünn. *Larus ridibundus* L. et *Sterna hirundo* L. appartiennent au même groupe ontogénétique de Portmann (1935). La question que nous nous proposons de résoudre pourrait donc s'exprimer de la manière suivante: « En quoi la ptérylose de ces divers genres se ressemble-t-elle, en quoi diffère-t-elle ? »

En ce qui concerne *l'époque de l'apparition des trois séries*, la figure 28 nous indique manifestement que, pour ces trois représentants, la 1re et la 2e série deviennent visibles au cours du deuxième tiers de la période embryonnaire. Quant à la 3e série, *Catharacta skua*, chez lequel elle devient visible vers le 22e jour, se rapproche plutôt de *Larus* (stade initial de la 3e série vers le 15e jour: donc au début du 3e tiers d'incubation), que de *Sterna* (stade initial de la 3e série vers le 13e jour, donc avant la fin du deuxième tiers de la couvaison). Ainsi, quoique l'incubation de *Catharacta* dure de 28-30 jours au total contre 21 pour *Larus* et *Sterna*, l'ordre relatif de l'apparition des trois séries ne présente pas de différences essentielles.

Si Gerber a constaté une étroite similitude du développement *de la première série* entre *Vanellus*, *Sterna* et *Larus*, nous pouvons ajouter que, pour la plupart des centres, *Catharacta* est leur proche parent. Quant *à la deuxième série*, si des différences notables apparaissent entre *Sterna* et *Larus*, elles subsistent entre ces représentants des Laridae et *Catharacta skua*. En effet, chez ce dernier,

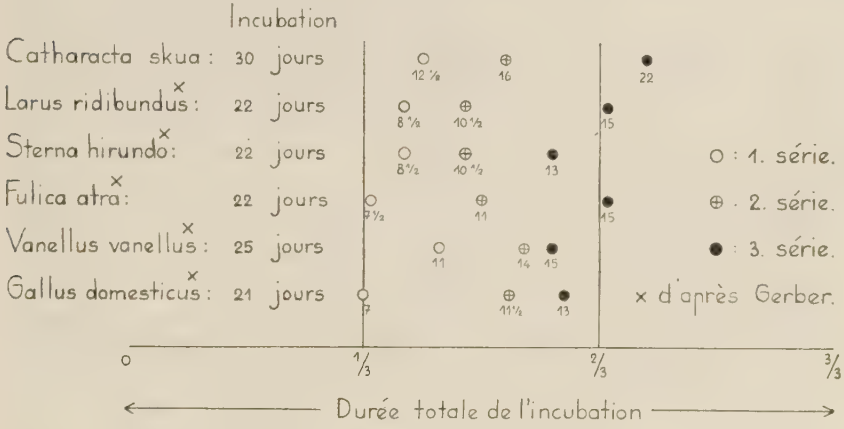


Fig. 28.

Schéma des temps relatifs (en fraction de la durée totale d'incubation) de l'apparition des trois séries. La durée totale de l'incubation de chacune des espèces envisagées a été divisée en trois périodes, afin de permettre une analyse comparative basée sur une commune mesure.

l'extension de la 2e série à tous les centres est moins rapide que chez *Larus ridibundus* qui, lui-même, est plus lent que *Sterna hirundo*. La même observation peut être faite pour la 3e série.

Par conséquent, c'est chez *Sterna hirundo* que la formation et l'extension des bulbes pennigères sont concentrées sur la période la plus courte, en comparaison avec la durée totale de l'incubation, tandis que, chez *Catharacta*, elles s'étendent sur la période la plus longue. A ce sujet, il est intéressant de constater que ces relations dans l'extension des ébauches pennigères trouvent un certain parallélisme durant la période post-embryonnaire. En effet, la capacité de vol — conclusion de cette ptérylose postembryonnaire — se présentera d'abord chez *Sterna* durant la troisième semaine après l'éclosion (Gerber, p. 289), ensuite chez *Larus* vers la cinquième semaine (Gerber, p. 289) et enfin chez *Catharacta* vers l'âge de

deux mois (tableau 2). Toutefois, comme la comparaison avec *Vanellus vanellus* L. et *Fulica atra* L. l'indique (tableau 2), cette correspondance est loin d'être une règle générale.

De la comparaison de la ptérylose de *Catharacta skua* avec celle

Tableau 2.

Oiseaux	Durée de l'incubation (en jours)	Jour de l'apparition de la première série	Jour de l'apparition de la seconde série	Jour de l'apparition de la troisième série	Semaines postembryonnaires avant capacité de vol
Catharacta skua	28-30	12	16	22-23	8-9
Larus ridibundus	22-23	8½	10½	15	5-6
Sterna hirundo	22-23	8½	10½	13	3½
Fulica atra	22	7½	11	15	9½
Vanellus cristatus . . .	25-26	11	14	15	5
Gallus domesticus	21	7	11½	13	?

de *Larus ridibundus* et de *Sterna hirundo*, nous pouvons tirer les conclusions suivantes:

1. Chez *Catharacta skua*, il existe les mêmes centres que chez *Larus ridibundus* et *Sterna hirundo*, à la seule différence que le centre abd. ne se trouve point chez les Laridae où on observe un champ plumeux. De plus, les divers centres apparaissent dans le même ordre de succession, d'abord le c.c., puis le c.b., le c.d.p., le c.d.a., en même temps. Par contre, chez *Catharacta skua*, je ne trouve aucune tache céphalique (« Scheitelfleck » de Gerber, p. 243). Mais Gerber a constaté que, chez *Sterna hirundo* et *Larus ridibundus*, le c.v., au début de sa formation, se compose de trois zones distinctes (Gerber, p. 245). Chez *Catharacta skua*, une disposition presque identique se retrouve: nous y distinguons en effet les trois centres partiels: c.sus.oc., c.s.oc., c.com.

2. Quant à la 2e série, elle présente certaines particularités chez *Catharacta skua*. Alors que, chez *Larus ridibundus*, Gerber a observé un développement sans enfoncement de la 2e série pour

les c.d.p., c.b., c.t.f., c.al. et c.v.; chez *Catharacta skua*, l'absence de l'enfoncement peut être observée dans le c.d.p., le c.b. et le c.t.f. mais point dans les c.al. et c.v. D'autre part, dans ces derniers, je ne trouve pas de différenciation de la 2e série en types *a* et *b*. Dans tous les autres centres, au terme de l'incubation, la 2e série s'enfonce complètement. A ne considérer que cet enfoncement des ébauches de la 2e série, *Catharacta* semble occuper un échelon intermédiaire entre *Larus* et *Sterna*.

3. Comparée à celle des *Laridae*, la 3e série de *Catharacta skua* apparaît plus tardivement (tableau 2), mais se développe, s'étend et s'enfonce dans la plupart des centres d'une manière identique. Toutefois, les ébauches de la 3e série sont plus nombreuses sur un bourrelet de la 1re série de *Catharacta skua* (jusqu'à 10 ébauches sur un seul) que sur ceux de *Larus ridibundus* et de *Sterna hirundo*, pour lesquels GERBER n'indique que de 5 à 7 ébauches.

En résumé, on constate que le temps, nécessaire à l'apparition des bulbes pennigères des trois séries des Alectoromorphes examinés jusqu'ici, se raccourcit selon l'ordre suivant:

Catharacta skua:	10 jours.
Fulica atra:	7½ »
Larus ridibundus:	6½ »
Gallus domesticus:	6 »
Sterna hirundo:	4½ »
Vanellus vanellus:	4 »

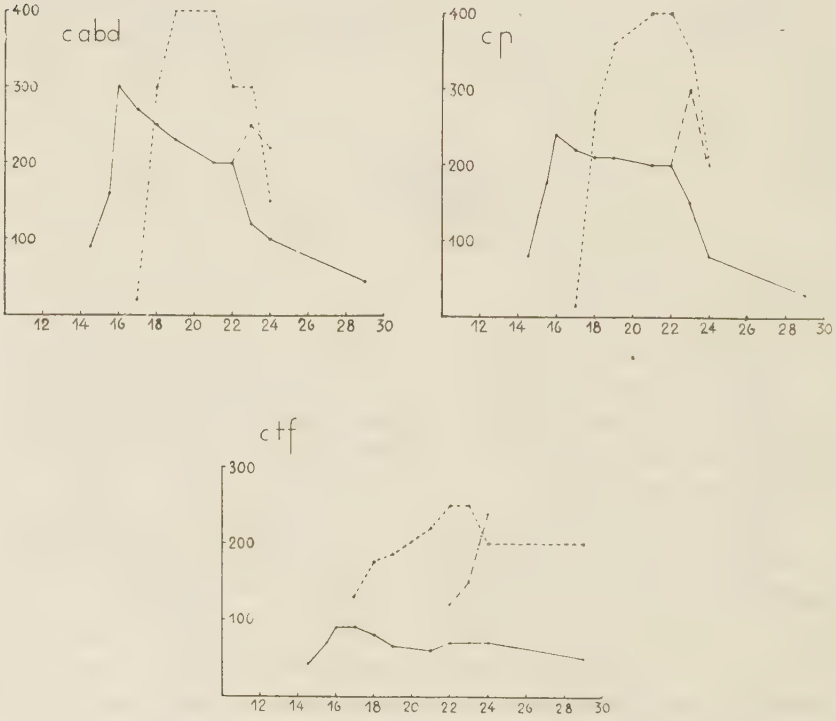
B. Les « lois » d'extension de la deuxième série.

Au cours de la description de la ptérylose embryonnaire, j'ai, à plus d'une reprise, attiré l'attention sur le fait que la 2e série n'apparaît que là où un certain nombre de conditions sont réalisées (cf. en particulier c.d.a.):

1. La 2e série n'apparaît point, aussi longtemps que les ébauches de la 1re série n'ont pas atteint le stade papillaire précoce. Sur ce point, il semble qu'il y ait une légère différence avec l'indication rapportée par GERBER pour *Larus* et *Sterna*; GERBER a observé, en effet, que les ébauches de la 1re série doivent être au moins des protubérances avancées.

2. En général, la 2e série ne peut paraître que dans les zones où les ébauches pennigères de la 1re série se sont espacées par suite de la croissance en surface du tégument. Lorsqu'on considère le tableau 3 indiquant le nombre des ébauches (densité relative) des divers centres, on peut faire les constatations suivantes:

Dans la plupart des centres, ce n'est qu'au moment où, à surface égale, les ébauches de la 1re série ont atteint ou encore plus souvent, déjà dépassé leur densité maximale, que la 2e série peut paraître. Dans la plupart des centres, ce n'est que lorsque, à surface égale, la densité relative des ébauches de la 1re série a diminué d'environ un tiers que la 2e atteint son extension maximale (fig. 29). Les centres les plus caractéristiques à ce sujet sont le c.d.p., le c.d.a., le c.abd., le c.b. et le c.v.



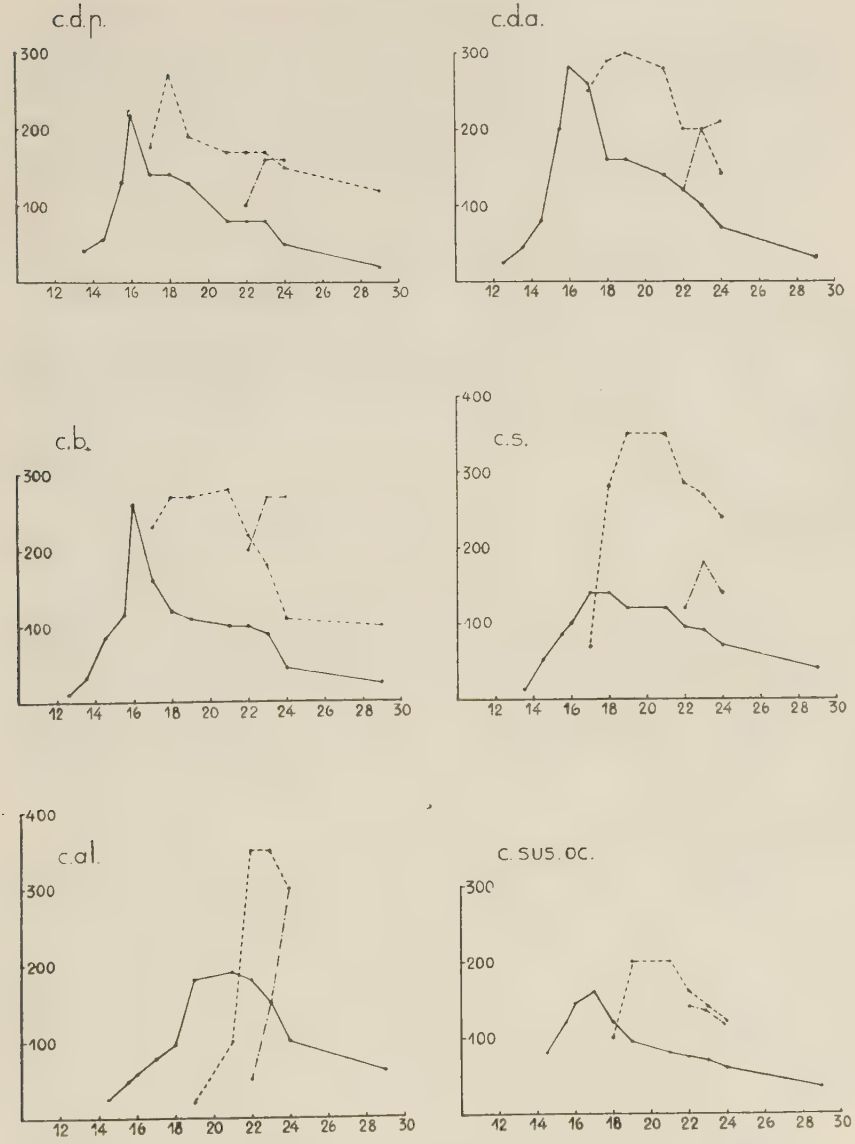


Fig. 29.

Graphiques de la densité relative des ébauches des trois séries dans la plupart des centres de *Catharacta skua*. En abscisse: les jours de la période d'incubation; en ordonnée: le nombre des bulbes pennigères.

Courbe de la densité relative: 1re série ————————
» » » » 2e série - - - - - - - - - - - - - - -
» » » » 3e série - . - . - . - . - . - . - . - .

Tableau 3.

Densité relative du nombre des ébauches durant la période embryonnaire pour une surface de 25 mm² observée dans la région initiale de chaque centre.

Stades	Durée d'incubation (jours)	Centre dorsal postérieur			Centre dorsal antérieur			Centre du bassin			Centre scapulaire			Centre tibio-fémoral			Centre abdominal			Centre pectoral			Centre sus-oculaire			Centre alaire		
		1*	2*	3*	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	1	2	3	2	2	3	1	2	3	1	2	3
1 *a*	12½	6			24			13																				
1 *b*	13½	40			48			32			13																	
2 *a*	14½	56			80			85			52			42			90			80			80			25		
2 *b*	15½	130			200			115			85			70			160			175			120			48		
3 *a*	16	220			280			260			100			90			300			240			145			58		
3 *b*	17	140	175		260	250		160	230		140	70		90	130		270	20		220	15		160			78		
3 *c*	18	140	270		160	290		120	270		140	280		80	150		250	300		210	270		120	100		95		
3 *d*	19	130	190		160	300		110	270		120	350		65	160		230	400		210	360		95	200		180	20	
4 *a*	21	80	170		140	280		100	280		120	350		60	220		200	400		200	400		80	200		190	100	
5 *a*	22	80	170	100	120	200	120	100	220	200	95	285	120	70	250	120	200	300	200	200	400	200	75	160	140	180	350	50
5 *b*	23	80	170	160	100	200	200	90	180	270	90	270	180	70	250	150	120	300	250	150	350	300	70	140	140	150	350	150
5 *c*	24	50	150	160	70	140	210	45	110	270	70	240	140	70	200	240	100	150	220	80	200	210	60	120	120	100	300	300
5 *g*	29	20	120		30			25	100		40			50	200		45			30			35			60		

* Les chiffres 1, 2, 3 indiquent les trois séries.

3. Même si les deux premières conditions sont réalisées, il n'est pas encore certain que la 2e série paraisse. En effet, même si les ébauches pennigères de la 1re série sont suffisamment espacées les unes des autres, et si ces ébauches atteignent le stade papillaire précoce, on observe, en général, que la zone dans laquelle débute la formation de la 2e série se trouve dans le voisinage immédiat d'une région déjà envahie par la 2e série. Ce fait pourrait s'exprimer de la manière suivante: Tandis que la progression de la 1re série est uniquement et nettement centrifuge, la 2e série, elle, aura tendance à envahir les centres les uns à la suite des autres, surtout de l'arrière vers l'avant. Par conséquent, en ce qui concerne l'extension de la 2e série chez *Catharacta*, les résultats de mes observations ne s'accordent point avec ceux de Gerber (chez *Gallus*, *Vanellus*, *Sterna* et *Larus*) qui écrit (p. 247): « Die Ausbreitung der 2. Folge geht ebenfalls, wenn auch in rascherer Weise, zentrenmässig vor sich ».

Cependant la remarque de Gerber dans la description du c.v. (p. 252) « zugleich ist die Ausbreitung der 2. Folge vom V.R.Z. her bis zum Scheitelzentrum vorgedrungen » laisse toutefois supposer que la progression de la 2e série peut se réaliser d'une manière différente que l'extension centrifuge, ce qui est bien le cas chez *Catharacta skua*.

Pendant que la densité de la 1re série diminue, en général, dès le stade 3 *a*, d'une manière continue, celle de la 2e série augmente en même temps jusqu'à un maximum que j'ai observé du stade 3 *c* à 5 *a* y compris, pour la plupart des centres. Ensuite la densité relative de la 2e série diminue également. Quant au développement individuel des ébauches, les deux séries manifestent une complète indépendance l'une vis-à-vis de l'autre. En ceci, je suis d'accord avec Gerber qui écrit: « Im übrigen ist für die Ausgestaltung der Anlagen eine weitgehende Unabhängigkeit zu beobachten ». Tandis que, me basant sur les observations faites chez *Catharacta*, je me permets de n'être point tout à fait du même avis lorsqu'il écrit que cette indépendance persiste encore « für die Verteilung der Anlagen » (p. 302). Comment peut-il alors expliquer la disposition des ébauches de la 2e série par rapport à celles de la 1re, telle qu'il l'indique lui-même dans les deux figures 13 et 24 *a* ?

Si, d'une part, la 3e série, quant à la position des ébauches,

est complètement indépendante de celle de la 2e, il semble toutefois que son apparition coïncide, en général, avec une diminution sensible du nombre des ébauches de la 2e série (à surface égale). En tout cas, dans la plupart des centres, cette 3e série n'apparaît que lorsque la densité relative maximale des bulbes pennigères de la 2e a été dépassée.

C. Rapports de symétrie.

En décrivant la ptérylose embryonnaire du c.d.p., du c.d.a., du c.v., du c.abd. et du c.p., j'ai eu soin d'indiquer (dès le stade 5 *a*) quelle était la position occupée par la 3e série sur les bourrelets folliculaires de la première. Ces indications nous sont des plus utiles pour déterminer ce que Holmes (1935) et Gerber (1939) ont appelé les rapports de symétrie.

Tous les dessins du stade 5 *a*, et en particulier les fig. 8 et 26, permettent de conclure qu'à l'intérieur de chaque centre, la 3e série occupe, dès le début de son développement, une situation bien déterminée. Ainsi, dans la partie droite du c.d.p., la plupart des ébauches de la 3e série sont situées à gauche sur les bourrelets folliculaires, et dans la partie gauche du même centre, à droite; leur position est donc symétrique par rapport à un axe imaginaire séparant le centre en deux zones se faisant face. Le plus souvent, cet axe imaginaire se trouve, soit sur la rangée d'ébauches de la 1re série apparues en premier lieu (c.d.p.), soit parmi les rangées initiales, donc de première venue (ainsi dans le c.b. et le c.v.).

CHAPITRE IV

SUR LA CROISSANCE DU TÉGUMENT

A. Croissance en général.

En parcourant les diverses études relatives au développement de la ptérylose, il est étonnant de constater combien rares sont les indications concernant la croissance en surface de la peau. A part Gerber qui touche incidemment à ce problème, lors de l'apparition de la 2e série (p. 247) et donne quelques graphiques (p. 263-4)

des rapports existant entre la croissance en longueur de certains centres et le nombre des ébauches, aucun autre auteur, à ma connaissance, ne signale les étapes caractéristiques de cette croissance au cours de la période embryonnaire. Gerber ne nous indique au fond que la croissance longitudinale de certains centres sans tenir compte du développement en surface. D'ailleurs, il avoue que

TABLEAU 4.

Diminution en pour cent de la densité relative des ébauches de la première série dès le stade 3 a.

Stades	C.d.p.		C.d.a.		C.b.		C.abd.		C. pect.		C.v.		Diminution moyenne
	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	1. série	%	
3 *a*	220		280		260		300		240		145		
3 *b*	140	36,3	260	7,1	160	38,4	270	10	220	8,3	160		20%
3 *c*	140	0	160	38,4	120	25	250	7,4	210	4,5	120	25	16,7%
3 *d*	130	7,1	160	0	110	8,3	230	8	210	0	95	20,8	7,3%
4 *a*	80	38,4	140	12,5	100	9	200	13	200	4,8	80	16,6	15,7%
5 *a*	80	0	120	14,3	100	0	200	0	200	0	75	6,2	3,4%
5 *b*	80	0	100	16,6	90	10	120	40	150	25	70	6,6	16,3%
5 *c*	50	37,5	70	30	45	50	100	8,3	80	46,6	60	14,3	31,1%
5 *g*	20	60	30	57,1	25	33,3	45	55	30	62,5	35	41,6	51,6%

la détermination de la surface de chaque centre est pratiquement difficile à réaliser. Cependant, malgré les difficultés, j'en ai fait l'essai en procédant de la manière suivante:

Puisque déterminer exactement toute la surface d'un centre quelconque est pour ainsi dire impossible, surtout si l'on tient compte de la concavité ou de la convexité de certaines zones, j'ai découpé dans un papier suffisamment résistant une figure carrée de 5 mm. de côté intérieur en ne laissant subsister que des bords étroits, de telle sorte que j'avais à ma disposition un petit grillage à une seule maille dont la surface était exactement de 25 mm^2. Ce grillage a été appliqué, à chaque stade observé et décrit, toujours sur la même zone de chacun des centres à contrôler, dans la mesure du possible, là où le développement de la 1re série avait débuté (donc dans la zone initiale du centre). Cette méthode a été appliquée à tous les centres à l'exception du c.c. dont la surface réduite per-

mettait un contrôle complet du centre. Il est évident que ce procédé n'est pas complètement exempt d'erreurs (en particulier, parce que, sous l'influence du liquide conservateur, certains embryons ont pu se contracter un peu plus que d'autres), il m'a donné toutefois la possibilité d'établir un certain nombre de faits intéressants. Les résultats numériques enregistrés pour chaque centre et chaque série sont indiqués dans le tableau 3. Les graphiques en résultant (fig. 29) nous montrent l'allure générale de l'augmentation, puis de la diminution des bulbes pennigères à l'intérieur de chaque zone choisie. Mon procédé a en outre l'avantage de faciliter une comparaison exacte entre les diverses régions, de constater en particulier les zones où l'accroissement superficiel est plus rapide ou plus lent, en un mot d'établir si les différentes régions de l'embryon subissent un accroissement proportionnel ou non.

1. *Comparaison entre les diverses régions de l'embryon.*

Si, pour une surface donnée de 25 mm², j'exprime en pour cent la diminution des ébauches, à partir du stade 3 *a* et 3 *b* jusqu'à 5 g., j'obtiens les chiffres suivants:

Diminution de la densité relative des ébauches.

Dès 3 a		Dès 3 b	
c.d.p.	90,9%	c.v.	78,1%
c.d.a.	89,3%	c.s.	71,4%
c.b.	90,3%	c.t.f.	66,6%
c.abd.	86,6%	c.al.	68,4%
c.p.	85,4%		
Moyenne:	88,5%	Moyenne:	71,1%

Les centres, dans lesquels la diminution de la densité relative des bulbes pennigères est la plus forte, étant le c.d.p., le c.d.a., le c.b., il en résulte que ce sont ces mêmes centres qui font preuve de la croissance en surface la plus considérable. Puis viennent les c.abd., c.p., le c.v. et enfin les autres centres.

La diminution moyenne, dans les centres considérés dès le stade 3 *a*, est de 88,5%; pour les autres, dès le stade 3 *b*, de 71,1%.

La différence entre la diminution de densité relative pour les centres considérés dès 3 *a* et ceux observés dès 3 *b* est de 17,4%.

C'est la surface des centres principaux: c.d.p., c.d.a., c.b. qui grandit le plus considérablement et ce, jusqu'aux derniers stades. Ceux-ci occupent les surfaces dorsales et latérales de l'embryon, c'est-à-dire celles qui, au cours de toute la période embryonnaire, manifestent, à première vue, une extension plus ample et plus prononcée.

Les centres à croissance plus faible sont les c.abd., c.p., c.v., c.s., c.t.f., c.al. localisés dans la région ventrale, céphalique ou sur les extrémités elles-mêmes. Comparé au premier, ce deuxième groupe se développe donc proportionnellement moins rapidement. Faut-il considérer ce fait en connexion avec la courbure dorsale qui est une des caractéristiques du développement embryonnaire des vertébrés ?

2. *Durant l'incubation, y a-t-il des périodes de croissance plus intense* ?

Ayant calculé en pour cent, la diminution moyenne des ébauches intervenue dès le stade 3 *a* dans les principaux centres: c.d.p., c.d.a., c.b., c.abd., c.p. et c.v., j'obtiens les valeurs suivantes (voir tableau 4):

entre	les	stades	3 *a*/3 *b*	(16-18	jours):	20%
»	»	»	3 *b*/3 *c*	(18-19	» :	16,7%
»	»	»	3 *c*/3 *d*	(19-20	» :	7,3%
»	»	»	3 *d*/4 *a*	(20-21	» :	15,7%
»	»	»	4 *a*/5 *a*	(21-23	» :	3,4%
»	»	»	5 *a*/5 *c*	(23-24	» :	31,1%
»	»	»	5 *c*/5 *g*	(24-29	» :	51,6%

Si je représente graphiquement cette diminution à partir du stade 3 *a*, la courbe aura l'aspect général indiqué dans la figure 30.

Au cours de la période embryonnaire, à partir du stade 3 *a* (16 jours), on observe, dès le moment où la 2e série apparaît, une croissance plus intense de la surface, puis on assiste à un ralentissement marqué de ce développement superficiel, suivi bientôt d'une légère augmentation passagère (vers le 20e jour d'incubation), et enfin, une intensité croissante se manifeste à nouveau,

en particulier entre le 22e et le 23e jour, au moment où la 3e série prend son départ.

3. *Le phénomène de la croissance est-il en corrélation avec d'autres constatations faites au cours de cette étude ?*

Au cours de la description de la ptérylose, j'ai signalé que, dès le stade 3 *b*, la croissance plus rapide de certaines ébauches de

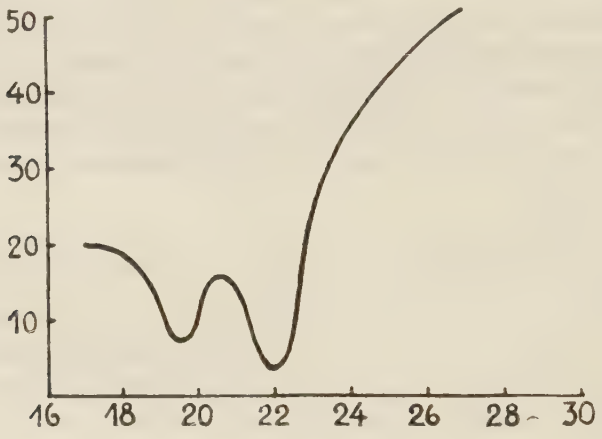


Fig. 30.

Graphique de la diminution moyenne en pour cent du nombre des ébauches dès le stade de dix-sept jours. En abscisse: jours d'incubation; en ordonnée: les divers pourcentages.

la 2e série me permet de distinguer deux types *a* et *b* dans les centres c.d.p., c.b. et en partie dans c.d.a. Or, il importe de remarquer que c'est précisément dans ces mêmes centres que la croissance superficielle est la plus prononcée. Il semble donc que les deux types de la 2e série ne peuvent se différencier que là où l'espace libre entre les ébauches de la 1re série dépasse une certaine valeur minimale. Selon Gerber (p. 262), cette distinction de la 2e série se rencontrerait en outre dans le c.v. de *Larus ridibundus*, ce qui ne doit point nous surprendre, puisque, même dans *Catharacta*, ce c.v., vu les pourcentages indiqués plus haut, fait partie d'une région à croissance de peu moins intense que les c.d.p. et c.d.a. D'après Gerber, chez *Sterna*, la différenciation en deux types *a* et *b* ne se rencontre que dans le c.t.f.

B. Croissance et enfoncement de la deuxième série au cours de la période embryonnaire.

Au cours de la description de la ptérylose embryonnaire (chap. II), j'ai fait observer que la 2e série, dès le stade 5 *c*, et pour les centres: c.c., c.d.a., c.s., c.abd., c.p., c.al., c.v., manifeste une tendance (qui lui est particulière) à disparaître de la surface du tégument et, immédiatement avant l'éclosion, elle est complètement invisible. A ce phénomène (observé déjà par Gerber et Broman, 1941), propre d'ailleurs aux 2e et 3e séries, on a donné le nom d'« e n f o n c e m e n t » (« Einsenkung », « Einwachsen »), terme préférable à ceux de « réduction » ou de « régression » employés de temps à autre par les mêmes auteurs.

Durant la période d'incubation de *Catharacta skua*, d'une durée de 28-30 jours, la 2e série apparaît vers le 16e jour, grandit jusque vers le 23e, puis s'enfonce dans le derme au moins jusqu'à l'éclosion. Cette 2e série passe donc par deux phases successives: 1° une phase de croissance et 2° une phase d'enfoncement.

1. *Les caractéristiques de la phase de croissance.*

Comme les ébauches pennigères de la 1re série, celles de la 2e débutent par une protubérance précoce. Par prolifération intensive des cellules du derme, et spécialement de celles du *stratum papillare*, celui-ci s'est épaissi à intervalles régulièrement disposés à la surface du tégument. Peu à peu, apparaît en relief, une papille cutanée, recouverte d'une mince couche d'épiderme ou epitrichium; celui-ci protège une proéminence du corium aux noyaux très abondants.

Durant quelques jours, les ébauches conservent un aspect plus ou moins sphérique (fig. 31), toutefois, leur base commence à se rétrécir faiblement. Puis ces protubérances grandissent, s'allongent et s'inclinent légèrement vers l'arrière. Dans le voisinage même des ébauches, l'épiderme reste mince, alors qu'il a tendance à s'épaissir dans les intervalles séparant les papilles plumeuses. En même temps, le corium devient plus profond: dès le stade 5 *a*, il a doublé et triplé d'épaisseur. Dans la mesure où les ébauches s'allongent jusqu'au stade papillaire précoce ou avancé, la partie basale entre en contact plus étroit avec la région centrale du corium ou *stratum reticulare*; on aperçoit un réseau de fins filaments contenant de nombreux noyaux. Les filaments et leurs ramifications basales

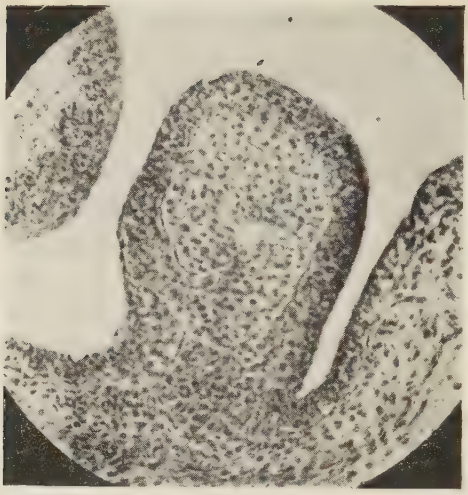


FIG. 31.
Ebauche d'une plume de la 2e série. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).

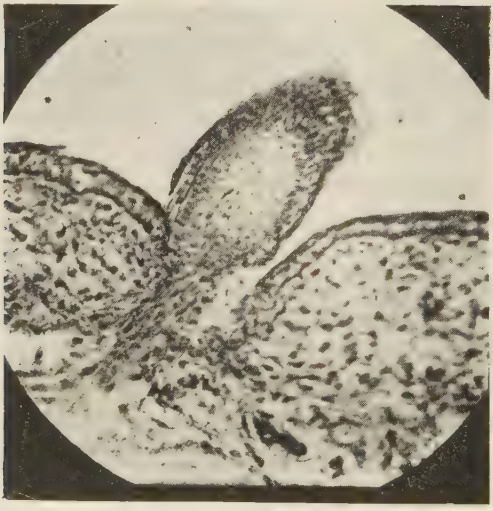


FIG. 32.
Stade initial de l'enfoncement d'une ébauche de la 2e série. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).

donnent une apparence plus compacte à la texture du corium. L'emplacement de chaque ébauche de la 2e série est marqué par une fossette, sans cependant que le pourtour forme un véritable bourrelet circulaire, tel qu'on l'observe dans la croissance de la 1re série.

Durant cette phase de croissance, l'épithélium corné reste peu épais, alors que la matrix ou couche de Malpighii joue

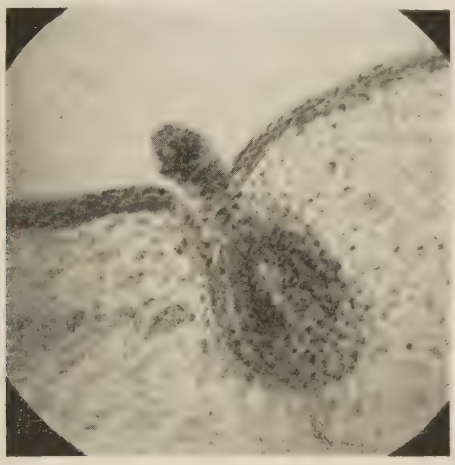


Fig., 33.
Ebauche de la 2e série vers la fin de l'enfoncement. Photo d'une coupe longitudinale (agr. ca. 60 ×).

le rôle essentiel. Quant au corium, il forme la partie centrale ou pulpa de l'ébauche plumeuse.

Les caractéristiques de cette phase de croissance sont les suivantes:

a) la prolifération intensive de la couche dermique et du corium;

b) le contact étroit entre la partie basale des ébauches et la zone réticulaire du corium.

2. *Les caractéristiques de la phase d'enfoncement.*

Dès le stade 5 *c*, toutes les ébauches de la 2e série, sans aucune exception, manifestent un certain ralentissement de croissance. Dans les centres où on ne peut distinguer les types *a* et *b*, seules,

quelques ébauches de la 2e série passent au stade papillaire avancé, tandis que les bulbes pennigères des types *a* et *b* se trouvant dans les c.d.p., c.b., c.t.f. continuent à grandir normalement, c'est-à-dire passent au stade filiforme.

Dans tous les autres centres, à partir de ce stade, le pourtour de la base des ébauches commence à se creuser et finit par donner naissance à une petite excavation ou fossette épidermique circulaire. Dans la mesure où celle-ci s'approfondit, on observe la genèse d'un follicule plumeux (fig. 32). Les ébauches, elles-mêmes, examinées au stéréomicroscope, semblent se rapetisser, car, ayant cessé de s'allonger et la fossette épidermique ayant continué de s'approfondir, elles s'enfoncent peu à peu à travers l'épiderme (fig. 33).

Au fur et à mesure que la partie basale renflée des ébauches s'enfonce, les parois du follicule se rapprochent insensiblement en les recouvrant; les bulbes pennigères sont comme engloutis par l'épiderme et au moment de l'éclosion, seule la partie distale effilée des ébauches dépassera encore légèrement la surface du tégument, pour disparaître totalement à son tour. Dès après l'éclosion, seule une série de coupes minces permet de déterminer exactement l'emplacement des ébauches à l'intérieur du corium, et leur position par rapport aux bulbes pennigères de la 1re série.

Les caractéristiques de la phase d'enfoncement sont donc:

a) le ralentissement marqué de la croissance des ébauches;

b) la formation d'une fossette épidermique qui se transforme en follicule plumeux;

c) la disparition complète des ébauches entières à l'intérieur de la couche du corium.

DEUXIÈME PARTIE : L'OSSIFICATION.

CHAPITRE PREMIER

PROCESSUS DE L'OSSIFICATION

Les documents, employés à l'étude du processus de l'ossification selon la méthode de Spalteholz modifiée par Keller, sont les suivants:

Pour la période embryonnaire (voir tableau 1, page 10):

1er Stade: les embryons Nos 1 *a* et 1 *b*,
2e » » » » 2 *a* et 2 *b*,
3e » » » » 3 *a* et 3 *c*,
4e » » » » 4 *a*,
5e » » » » 5 *c*, 5 *f* et 5 *g*.

Pour la période postembryonnaire:

6e Stade: les embryons Nos 6 *a* et 6 *b*.

Dans ce premier chapitre, je m'attacherai uniquement à donner la description détaillée des centres ou îlots d'ossification apparaissant dans les diverses parties du squelette.

1. Ossification du crâne.

Squamosal. Chez *Catharacta skua*, l'ossification du squamosal apparaît vers le 13e jour d'incubation sous la forme d'une petite pièce osseuse triangulaire. Ayant pris l'aspect d'un croissant aux branches arrondies (vers le 14e jour), il s'accroît en direction du vertex, se rétrécissant à mesure qu'il se rapproche du frontal (fig. 34 *a*). C'est vers le 19e jour que s'établit la jonction avec le frontal, tout d'abord par une étroite banderole et dès le stade de 21 jours (fig. 34 *d*), il se loge dans une échancrure du frontal. Au terme de l'incubation, la soudure entre le squamosal et le frontal est parfaitement réalisée. Le squamosal est avec le quadratojugal le premier des os de la boîte crânienne à s'ossifier. Quelque temps après l'éclosion (stade 6 *b*), il commence à entrer en contact avec le pariétal, le carré et l'exoccipital (fig. 34 *g*).

Os carré. — Cet os qui joue un rôle important pour la liaison entre la boîte crânienne et la mandibule inférieure (articulation quadrato-articulaire) ne présente un centre d'ossification que vers le 19e jour d'incubation, c'est-à-dire au moment où ses voisins entre lesquels il établit le lien, sont déjà, en bonne partie, ossifiés (fig. 34 *c*). A propos du carré, il convient de relever l'erreur de Stresemann (Handbuch der Zoologie par Kükenthal, 1934) qui, d'abord, range cet os parmi les éléments membraneux du palato-quadratum, et ensuite, quelques pages plus loin, admet une phase cartilagineuse. Selon son mode d'ossification (manchette osseuse dans sa partie centrale), le carré rentre dans la catégorie des os de cartilage. Les premiers îlots d'ossification débutent dans le voisinage du squamosal: ossification tubulaire. Peu à peu, cette ostéogenèse progresse en direction du quadratojugal et enfin, dans le sens du processus orbitalis (fig. 34 *d-g*).

Pariétal. — Le début de l'ossification du pariétal est caractérisé par la présence de plusieurs îlots osseux (vers le 23e jour). On peut observer, en effet, que les diverses travées osseuses partant de plusieurs secteurs des bords inférieurs se rejoignent dans la partie centrale. Dès ce stade, les travées initiales restent visibles du fait de leur structure rayonnante, mais vu leur complexité, elles ne peuvent être dessinées (fig. 34 *e*).

Supraoccipital. — Cet os impair, qui occupe exactement la bordure médiane dorsale du trou médullaire, s'ossifie avant le pariétal vers le 21e jour (fig. 34 *d*). Le supraoccipital de *Catharacta skua* se distingue de celui observé chez *Gallus* par Schinz et Zangerl, du fait qu'il provient d'une seule ébauche osseuse, au lieu de deux.

Exoccipital. — Le point de départ de son ossification est représenté par une plaquette plus ou moins quadrangulaire disposée de part et d'autre du basioccipital (fig. 34 *b*). Cet îlot osseux progresse en particulier dans le sens transversal. Quant au bord postérieur, il limite le foramen magnum; le bord antérieur, lui, entre en contact avec le basitemporal (fig. 34 *e-g*). L'ossification débute déjà vers le 16e jour. Quant au condyle occipital lui-même, il résulte de la soudure caudale du basioccipital et d'une petite portion de l'exoccipital.

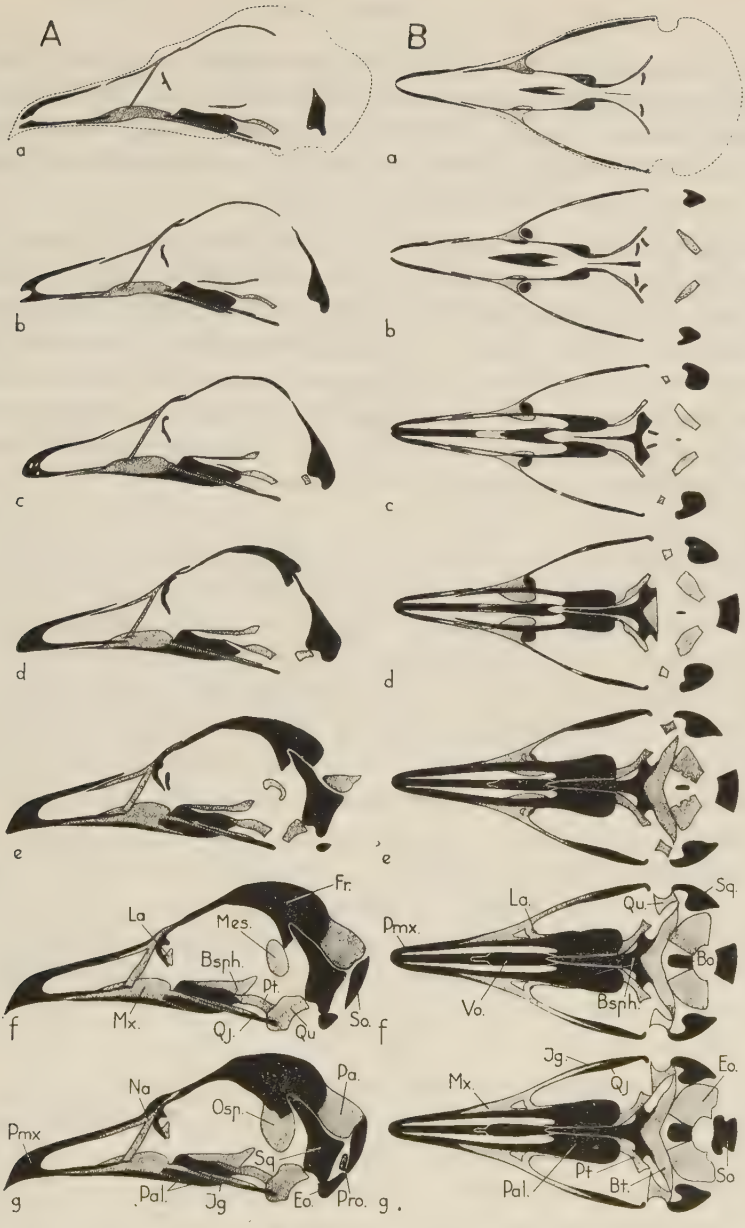


FIG. 34. *Ossification.*

Dessins schématiques du processus de l'ossification du crâne. A) Vue latérale; B) Vue ventrale. *a*) stade 2 *b*, le pointillé indique le pourtour définitif du crâne pris dans le stade 5 *g*; *b*) stade 3 *a*; *c*) stade 3 *c*; *d*) stade 4 *a*; *e*) stade 5 *f*; *f*) stade 5 *g*; *g*) stade 6 *b*. Bo = basioccipital; Bsph = basisphénoïde; Bt = basitemporal; Eo = exoccipital; Fr = frontal; Jg = jugal; La = lacrymal; Mes = mesethmoïde; Mx = maxillaire; Na = nasal; Pal palatin; Pa = pariétal; Pmx = prémaxillaire; Pro = paraoccipital; Pt = ptérygoïde; Qj = quadratojugal; Qu = carré; So = supraoccipital; Sq = squamosal; Vo = vomer.

Basioccipital. — Il apparaît sous la forme d'une petite lamelle ovalaire exactement placée dans le plan médian (fig. 34 *c*), à l'avant du trou occipital (18e jour). Ce n'est que vers le 10e jour après l'éclosion qu'il est entré en contact avec l'exoccipital, mais non encore avec le basitemporal (fig. 34 *g*).

Basitemporal. — Deux petites lamelles oblongues, placées de part et d'autre du plan médian, représentent les premières ébauches du basitemporal vers le 16e jour (fig. 34 *c*). Celles-ci se soudent bientôt entre elles et avec le basisphénoïde (fig. 34 *d*). Puis les parties latérales s'accroissent et prennent la forme d'un grand V largement ouvert vers l'arrière (fig. 34 *e-g*). Les deux branches de ce V finissent par entrer en liaison avec l'os carré et occupent ainsi une position transversale à l'axe longitudinal.

Basisphénoïde. — Il provient de trois ébauches osseuses isolées: d'abord d'un îlot impair antérieur, à l'aspect d'une alêne placée exactement dans le plan médian (ébauche du rostrum), et de deux centres pairs dont l'antérieur se forme avant le postérieur (fig. 34 *a* et *b*). Ils se soudent premièrement entre eux au stade de 19 jours, puis avec le rostrum lui-même (fig. 34 *c*). Ces deux îlots postérieurs forment, avec le basitemporal, ce que la plupart des auteurs appellent la plaque basitemporale. Dans les stades suivants, il est difficile de distinguer la limite entre le basisphénoïde et le basitemporal.

Ptérygoïde. — C'est un des éléments de membrane dont l'ossification initiale commence parmi les premières, c'est-à-dire au stade de 14 jours. Il a d'abord la forme d'une baguette légèrement incurvée (fig. 34 *a*), dont la partie postérieure renforcée s'appuie, dès le 28e jour, sur l'ossification de l'os carré et dont la partie antérieure, épaissie elle aussi, s'applique sur la face supérieure du palatin (fig. 34 *e-g*).

Palatin. — Apparent vers le 14e jour, cet élément de membrane a la forme d'une plaquette osseuse plus ou moins ovalaire munie à l'avant et à l'arrière de prolongements effilés (fig. 34 *a*). Au cours du processus d'ossification, le prolongement postérieur, touchant au ptérygoïde, est peu à peu absorbé par la plaquette centrale qui s'étale latéralement (fig. 34 *c*). La pointe antérieure conserve une forme élancée; dès le 18e jour, elle s'est allongée jusque dans le voisinage du prémaxillaire (fig. 34 *c-g*). Dès le stade de 18 jours, la partie étalée du palatin porte un sillon longitudinal très pro-

noncé; ce dernier forme, pour une bonne part, la charpente osseuse supérieure de la bouche. Sur les côtés externes, le palatin se soude aux apophyses palatines du prémaxillaire. Entre les deux prolongements effilés antérieurs de chaque palatin, plus ou moins écartés l'un de l'autre, trouve place le vomer.

Vomer. — Bien que Schinz (1937) ait omis de décrire l'ossification du vomer de *Gallus domesticus*, de *Columbia livia* et de *Podiceps cristatus*, il n'en existe pas moins chez la plupart des oiseaux (*Handbuch der vergl. Anatomie*, Bd. IV, page 826). Chez *Catharacta skua*, selon les documents à ma disposition, il n'est pas possible de déterminer si l'ébauche osseuse du vomer est paire ou non. Au stade de 15 jours, il revêt l'aspect d'un fuseau étroit muni d'une forte échancrure à l'arrière; celle-ci subsistera et s'appliquera à la pointe antérieure du rostrum parasphénoïdale (fig. 34 *a-g*). Dès le stade de 16 jours, il s'allonge et s'élargit tout en conservant sa forme typique de toit au faîte dirigé vers la cavité buccale et dont les versants s'écartent, de part et d'autre du septum interorbitale.

La position du vomer qui, à l'arrière, embrasse la pointe antérieure du rostrum parasphénoïdale et à l'avant, se termine en une pointe libre, nous fait ranger *Catharacta skua* dans la catégorie des oiseaux à crâne schizognathe.

Quadratojugal. — Le développement osseux de cet élément membraneux commence sous l'aspect d'une lamelle effilée; sa partie postérieure s'enfle petit à petit à son extrémité aborale et entre en contact avec le carré avec lequel il s'articulera au moyen de ce renflement postérieur. Vers la fin de la période d'incubation, le quadratojugal, le jugal, l'apophyse zygomatique du maxillaire se soudent étroitement l'un à l'autre pour former une longue baguette, bordant la mâchoire supérieure (fig. 34 *a-g*).

Jugal. — Cet élément membraneux apparaît un peu plus tard que le précédent (15^{e} jour); il s'agit d'un os reliant le quadratojugal et l'apophyse zygomatique du maxillaire. Dans les exemplaires à ma disposition, il s'ossifie presque sur toute sa longueur au même moment.

Maxillaire. — Au départ de l'ossification, le maxillaire porte trois branches. De ces trois apophyses, la première, dirigée vers l'avant du bec, forme avec la branche postérieure, vue de côté, un angle largement obtus (fig. 34 *a-g*), tandis que la troisième,

beaucoup plus courte, se soude presque perpendiculairement aux deux autres à leur point de rencontre, et entre en contact avec le nasal. Chez *Catharacta skua*, le maxillaire devient, une des pièces maîtresses de la charpente ossifiée de la base du crâne. En effet, sur sa partie centrale renflée et élargie, viennent s'appuyer les apophyses maxillaires du prémaxillaire, du nasal et du palatin. Durant l'ossification, c'est en particulier l'apophyse palatine du maxillaire qui, unie au palatin, forme une surface importante du palais.

Prémaxillaire. — Son ébauche osseuse est paire et, au stade de 14 jours, seule existe la branche inférieure (apophyse maxillaire) encore isolée à l'extrême pointe du bec. Dans l'embryon de 15 jours (fig. 34 *a*), la branche supérieure (apophyse frontale) est visible et enfin, dès le stade de 18 jours, sur le côté interne de chaque branche inférieure, se forment les apophyses palatines (fig. 34 *c-g*). Les apophyses frontales, qui se glissent entre les nasaux et les couvrent en partie, forment des lamelles osseuses de faible épaisseur, qui entrent en liaison avec les frontaux.

Nasal. — Les premiers centres osseux se trouvent sur la branche maxillaire au stade de 14 jours. Au stade suivant, l'apophyse prémaxillaire s'est formée; le nasal vu de côté prend alors l'aspect d'un grand V dont le sommet s'appuie sur le frontal (fig. 34 *a*). Les deux branches du V s'épaississent et rejoignent l'une, la partie renflée centrale du maxillaire et l'autre, la branche dorsale du prémaxillaire (fig. 34 *b-g*). C'est cette disposition et cette conjonction du prémaxillaire et du nasal qui formeront l'ouverture nasale. Dès le stade de 24 jours, le nasal se soude au lacrymal pour édifier la paroi antérieure de l'orbite (fig. 34 *e-g*).

Lacrymal. — Il devient visible après le nasal, vers le 15e jour (fig. 34 *a*). Il s'agit d'un petit os, peu allongé, légèrement recourbé en forme semi-lunaire et dont le croissant inférieur se dirige vers le septum interorbitale. Il se soude au nasal, puis au frontal et enfin à l'ethmoïde (fig. 34 *e-g*).

Frontal. — Les frontaux occupent la majeure partie supérieure de la boîte crânienne. D'abord, ce sont les parties inférieures antérieures qui s'ossifient, vers le 15e jour (fig. 34 *a*). Partant de l'arête supérieure de l'orbite, l'ossification gagne peu à peu le sommet du crâne. A l'arrière, le frontal se soude d'abord au squamosal (fig. 34 *c*);

à l'avant, au nasal; puis au lacrymal, au pariétal et à l'alisphénoïde. Dès le stade de 21 jours, l'ossification descend du côté du septum interorbitale pour former la paroi supérieure rentrante de l'orbite (fig. 34 *d-g*).

Sclérotique. — Ce n'est que bien tardivement, vers le 24e jour, que l'anneau sclérotique devient ossifié. Il compte en tout 15 subdivisions nettement visibles. (Voir sa position sur le schéma général, fig. 35).

2. Mandibule inférieure et os hyoïde.

Parmi les éléments membraneux de la mandibule inférieure, le *surangulaire* est le premier à s'ossifier vers le 14e jour. Il a l'aspect d'une petite lamelle mince, au contour irrégulier, placée à l'arrière de la mandibule inférieure. Il grandit ensuite, en particulier vers l'avant, en formant une sorte de figure quadrangulaire au pourtour plus ou moins net. Il ne se soude à l'angulaire que vers le 24e jour.

La première zone ossifiée de l'*angulaire* (15e jour) forme une fine aiguille, située à la base inférieure du cartilage de Meckel. Peu à peu, il devient une gouttière ouverte vers le haut et qui finit par englober toute la partie postérieure du cartilage de Meckel.

Quant au *dentaire*, sa première ébauche ossifiée apparaît au même moment que celle de l'angulaire. Dans la région externe antérieure du cartilage de Meckel, quelques îlots osseux de peu d'étendue et encore faiblement rattachés les uns aux autres deviennent visibles (15e jour). Le dentaire s'étend ensuite en direction de la symphyse de la mandibule inférieure tout en s'élargissant et s'épaississant. Au moment de l'éclosion, le dentaire est de beaucoup le plus solide et le plus important des éléments osseux de la mandibule inférieure, mais il n'est encore que légèrement en contact avec le surangulaire; seule la conjonction avec l'angulaire et l'operculaire est bien établie.

Vers la partie antérieure interne du cartilage de Meckel se développe une plaquette osseuse de structure très fragile et ténue (15-16e jour), c'est l'*operculaire*. Celui-ci se fortifie et grandit latéralement; il recouvre ainsi la zone antérieure interne du cartilage. Avant de se souder au dentaire, il entre en contact avec le *complé-*

mentaire, dont l'ossification débute le même jour. Ce dernier occupe la partie postérieure interne du cartilage. Peu de jours après, le 21e jour, la lamelle osseuse du complémentaire se soude à l'angulaire.

Quant au *cartilage de Meckel* lui-même, il s'ossifie par ses deux extrémités antérieures et postérieures, les seules encore visibles, car toute la partie externe du cartilage est recouverte par les éléments ossifiés décrits ci-dessus. A l'avant, directement dans le voisinage de la symphyse, mais légèrement plus haut que le dentaire, on aperçoit le *mentomandibulaire*. A l'arrière, l'élément cartilagineux de Meckel forme l'*articulaire* où les premiers îlots osseux apparaissent au terme de l'incubation, sur la face supérieure de l'apophyse articulaire interne.

Au moment de l'éclosion, les os de membrane de la mandibule inférieure ont si bien enrobé le cartilage de Meckel que celui-ci n'est plus visible. Seul, le mentomandibulaire, qui s'est soudé au dentaire, peut encore être observé, alors que l'articulaire, au moins dans sa partie ossifiée, est encore complètement isolé du surangulaire et de l'operculaire. (Pour les éléments osseux externes de la mandibule inférieure, voir fig. 35.)

Os hyoïde. — Durant la période d'incubation, les seuls éléments de l'os hyoïde présentant un début d'ossification sont les Cornua branchialia I ou, comme certains auteurs les dénomment, les Ceratobranchialia. Les deux branches s'ossifient comme des os longs, d'abord vers le milieu de leur longueur, sous la forme d'une manchette périostique, ouverte aux extrémités. Ces centres d'ossification deviennent visibles au stade de 16 jours, mais jusqu'au terme de la couvaison, la croissance de cette manchette ne dépassera point le bord antérieur du corpus hyale (élément central) de l'os hyoïde. Les divers autres éléments de l'os hyoïde ne passeront donc de la phase cartilagineuse à la phase osseuse qu'après l'éclosion.

3. Ossification de la colonne vertébrale (voir tableau 5).

Nous ne considérons opportunément comme vertèbres cervicales que celles portant des costapophyses. D'après Kälin et Keller (1946), on nomme ainsi une apophyse, représentant une côte, fusionnée avec la vertèbre correspondante.

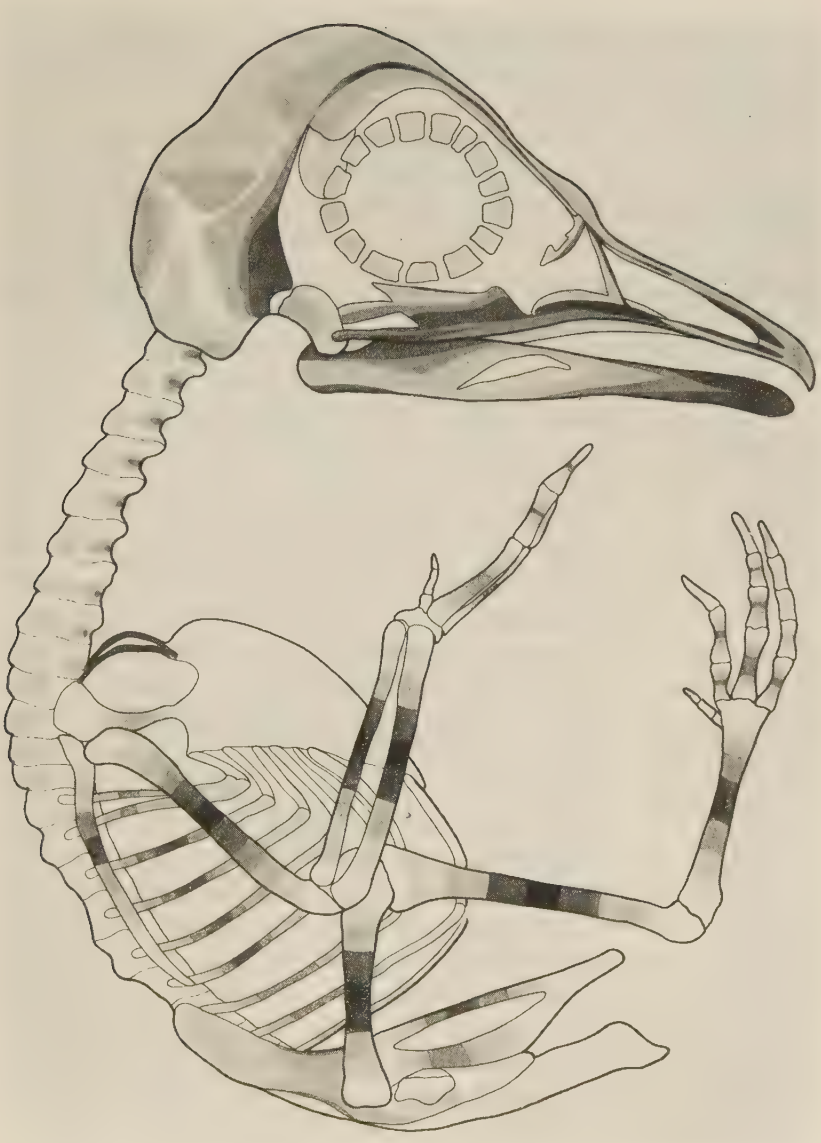


Fig. 35.

Schéma général de l'extension progressive de l'ossification jusqu'au stade 5 *f*. Les surfaces les plus foncées indiquent les zones où les premiers îlots d'ossification paraissent; les surfaces en grisaille, celles où les centres d'ossification se présentent en dernier lieu. Les surfaces en blanc sont encore cartilagineuses. Pour la colonne vertébrale, seuls sont indiqués les îlots ventraux et latéraux de la région cervicale (agr. env. 3-4 ×).

La vertèbre, faisant immédiatement suite à celles qui portent des vraies côtes (car elles touchent le sternum), est considérée comme la première de la région lombo-sacrale.

C'est à partir du 16e jour d'incubation (stade 3 *a*) que les premiers îlots osseux apparaissent tout d'abord sur le côté dorsal du corps vertébral *(corpus vertebrae)* dans les onze vertèbres antérieures. De plus, de la 5e à la 9e vertèbre cervicale, on observe deux petites plaquettes osseuses ventrales de faible dimension.

A ce même stade, les vertèbres thoracales 2-6 portent deux petits îlots osseux ventraux. Toutes les autres vertèbres, jusqu'à la pointe caudale, sont encore dépourvues de la moindre trace d'ossification. Au début de celle-ci, il existe donc une différence entre le côté dorsal et ventral des vertèbres cervicales et thoracales; en effet, l'ossification est un peu plus fortement accusée sur le côté dorsal du *corpus vertebrae* de la région cervicale que sur le côté ventral, alors que c'est exactement le contraire dans la région thoracale.

Durant la période s'étendant du 17e au 19e jour (stade 3 *c*), l'ossification a progressé aussi bien à l'intérieur des vertèbres signalées au stade précédent, que dans celles leur faisant suite. Maintenant, la plaquette dorsale se trouve dans toutes les vertèbres cervicales (voir tableau 5), dans la première et la deuxième vertèbre thoracale et dans les deux premières sacrées. Quant à la partie ventrale du corps vertébral, elle est caractérisée, dans les vertèbres cervicales 1 à 10, par la présence d'un îlot osseux unique provenant de la fusion des deux plaquettes ventrales initiales; dans la première et la deuxième vertèbre thoracale, on observe deux petits îlots osseux ventraux. Les autres vertèbres

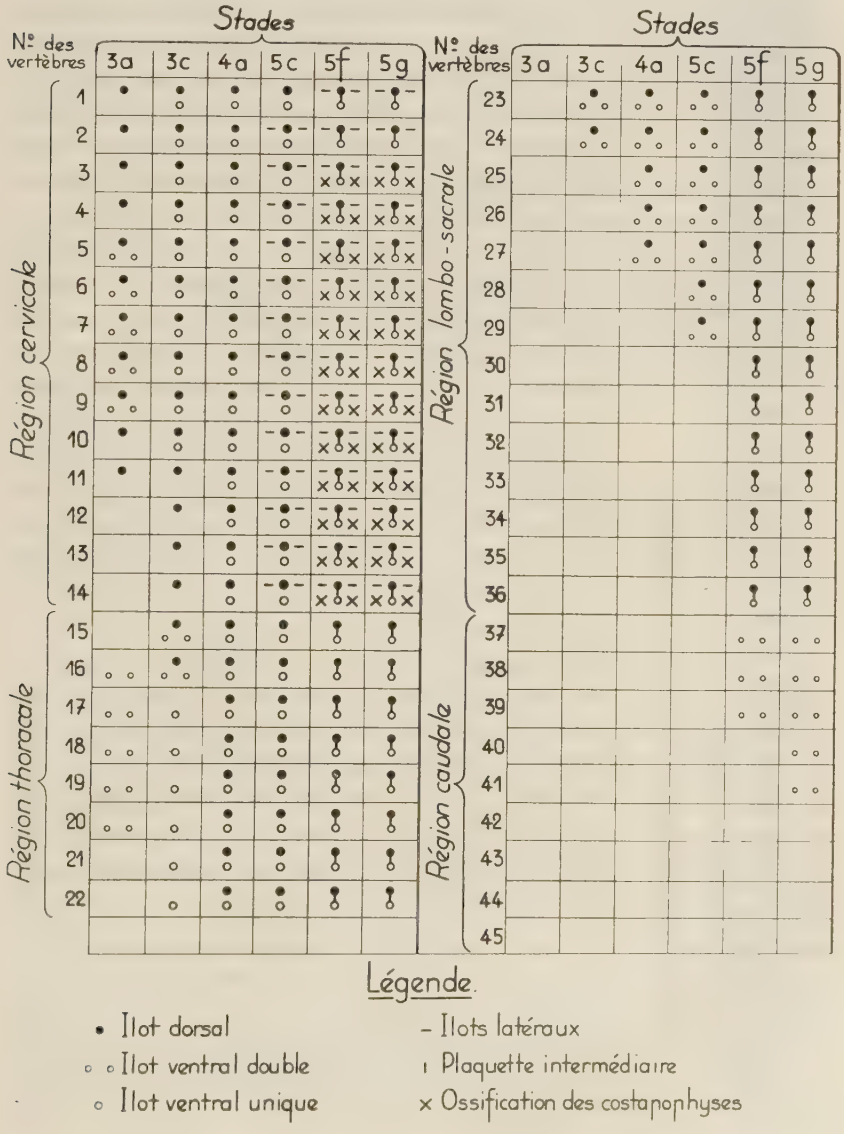
Fig. 36.

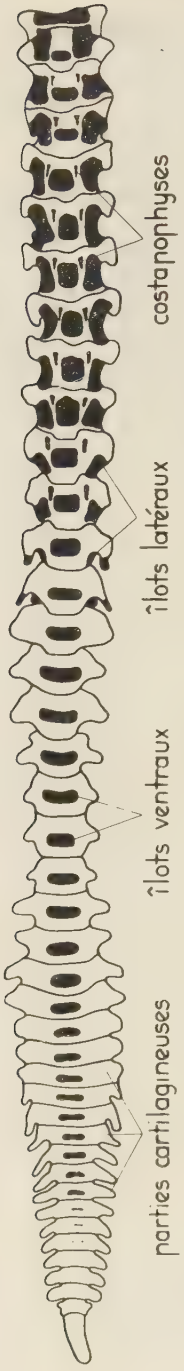
Les premiers centres d'ossification (en noir) à l'intérieur de la colonne vertébrale (stade 3 *c*). L'îlot ventral unique, résultat de la fusion des îlots initiaux, est bien visible dans les vertèbres cervicales (agr. env. 3-4 ×).

thoracales portent un seul îlot ventral, tandis que chacune des deux premières sacrées en portent deux (fig. 36).

TABLEAU 5.

Schéma des îlots osseux de la colonne vertébrale observés dans notre matériel.





Après 21 jours d'incubation (stade 4 *a*), les embryons de *Catharacta* possèdent une colonne vertébrale caractérisée par les traits suivants:

a) Toutes les vertèbres cervicales, toutes les thoracales, et les 5 premières vertèbres sacrées portent chacune une plaquette dorsale.

b) En ce qui concerne le côté ventral du corps vertébral, on y observe une seule plaquette ventrale, (qui est toujours le résultat de la fusion des deux îlots initiaux), sur toutes les vertèbres cervicales, sur toutes les vertèbres thoracales, tandis que l'on retrouve deux îlots ventraux sur chacune des cinq premières sacrées.

Dès le stade de 23 jours (stade 5 *c*), les îlots osseux déjà décrits précédemment se sont étendus en surface, particulièrement dans la région cervicale et thoracale. Parmi les vertèbres sacrées, on en observe sept munies de deux îlots osseux ventraux et d'une plaquette dorsale. A ce stade, il me reste à mentionner le fait que la région cervicale se distingue des trois autres du fait qu'un îlot osseux pair, l'îlot latéral, apparaît sur les arcs neuraux là, où sur les vertèbres thoracales se formeront les diapophyses ou apophyses transverses.

A partir du stade de 24 jours (stade 5 *f*), la liaison entre la plaquette dorsale et l'îlot ventral, par le moyen de ce qu'on a convenu d'appeler « lamelle intermédiaire », se trouve réalisée dans toutes les vertèbres cervicales, thoracales et lombo-sacrales. Dans les vertèbres sacrées, on observe une plaquette dorsale, tandis qu'il n'en existe encore aucune dans les ver-

Fig. 37.

Ossification avancée de la colonne vertébrale (stade 5 *f*). En général, l'ossification progresse de l'avant vers l'arrière. Parmi les vertèbres cervicales, on observe nettement l'ossification débutante des costapophyses (agr. env. 3 ×).

tèbres caudales. De plus, toutes les vertèbres sacrées sont marquées par la présence d'un seul îlot osseux ventral, alors que les trois premières vertèbres caudales en portent chacune deux. C'est à partir de ce stade que (fig. 37) l'on trouve sur toutes les vertèbres cervicales, à l'exception des deux premières, le début de l'ossification des costapophyses.

Au moment de l'éclosion, les vertèbres cervicales, thoracales, sacrées possèdent, toutes, un corps et des arcs neuraux en grande partie ossifiés. Les îlots du corps vertébral se sont fondus en un seul. De plus, les vertèbres thoracales se signalent par l'ossification des processi obliqui anteriores et posteriores, toutefois sans que cette ossification ait gagné les facettes articulaires elles-mêmes.

Parmi les vertèbres caudales, les 4 antérieures restent plus ou moins libres et les 5 dernières forment un os unique: le pygostyle. Seules, les 5 premières vertèbres caudales sont pourvues de deux centres osseux ventraux. Au terme de l'incubation, les vertèbres de la colonne vertébrale de *Catharacta skua* se répartissent de la manière suivante:

1. *Les vertèbres cervicales*, au nombre de 14.
2. *Les vertèbres thoracales*, au nombre de 8.
3. *Les vertèbres sacrées*, ou lombo-sacrales, au nombre de 14, formant en partie le sacrum.
4. *Les vertèbres caudales*, généralement au nombre de 9, dont les cinq dernières sont soudées.

Dans le poussin de 2-4 jours, les apophyses épineuses des vertèbres cervicales commencent à s'ossifier à leur base, à partir d'un centre isolé; celles des vertèbres thoracales, beaucoup mieux développées et plus fortes que les précédentes, sont ossifiées jusqu'à mi-hauteur.

En résumé, l'ossification de la colonne vertébrale progresse en gros de l'avant vers l'arrière. Toutefois, il faut remarquer que la progression n'est pas parfaitement continue de la région cervicale à la région thoracale, car le début de l'ossification des dernières vertèbres cervicales n'est visible qu'après celle des premières vertèbres thoracales (stade 3 *a*). En outre, les premiers centres d'ossification semblent alterner de la face dorsale du corps vertébral de la région cervicale au côté ventral des vertèbres thoracales. Dans la région sacrée, les îlots dorsaux et ventraux semblent

paraître simultanément, cependant les premiers sont plus grands que les seconds. De plus, de la 37e à la 41e vertèbre caudale, ce sont uniquement les deux îlots osseux ventraux qui sont visibles aux stades 5 *f* et 5 *g*.

Dans une seule et même vertèbre, l'ossification débute dans le corps vertébral lui-même, puis ce sont les arcs neuraux qui sont atteints sous forme d'îlots latéraux.

4. Ossification des côtes.

Chez *Catharacta skua* il y a normalement huit côtes thoracales. (La distinction, faite par Groebbels (1932) et d'autres, entre côtes cervico-dorsales et côtes dorsales me semble avoir peu de valeur.) Aux côtes thoracales s'ajoute au moins une côte articulée avec une vertèbre de la région lombo-sacrale.

Comme je l'ai indiqué ci-dessus, les vertèbres cervicales 3-14 portent des costapophyses, qui s'ossifient vers le 24e jour d'incubation. Quant aux « vraies » côtes, chacune est nettement divisée en deux segments: l'un, vertébral ou vertébro-costal et l'autre, le segment sternal ou sterno-costal. L'ossification des côtes sternales devient visible vers le stade de 14e jour, mais uniquement dans le segment vertébral. Parmi les côtes, seules les 3e, 4e, 5e et 6e portent, au milieu du segment vertébral, une petite manchette osseuse vers le 14e jour. Au stade de 15 jours, cette manchette périostique a gagné les régions voisines et les côtes 6 et 7 montrent les premiers centres d'ossification, toujours dans la même région. En ce moment, les apophyses oncinées *(processus uncinatus)* et le segment sternal sont encore totalement dépourvus d'ossification.

Dans l'embryon de 16 jours, non seulement toutes les côtes sternales sont déjà ossifiées sur un tiers de leur segment vertébral, mais en plus, les fausses côtes présternales portent un îlot osseux dans leur partie moyenne.

Au cours des stades de 18-21 jours, l'ossification de toutes les côtes progresse en direction proximale et distale du segment vertébral, sans toutefois atteindre le segment sterno-costal.

Au terme de l'incubation, le segment vertébral de toutes les côtes est ossifié sur toute sa longueur. La partie proximale des côtes étant bifurquée, l'ossification a gagné la tubérosité

(tuberculum) et la tête costale *(capitulum)*. Il convient, en outre, de signaler qu'au moment de l'éclosion, la partie ossifiée des costapophyses n'est point rattachée à la zone ossifiée de la vertèbre correspondante; seule la partie distale est complètement ossifiée.

Chez *Catharacta skua*, ce n'est que plusieurs jours après l'éclosion (environ 10), que l'on remarquera les premiers dépôts calcaires sur les apophyses oncinées, alors que les documents à ma disposition ne me permettent point de déterminer, à quelle époque se fixe le début de l'ossification du segment sternal.

5. Ossification de la ceinture scapulaire.

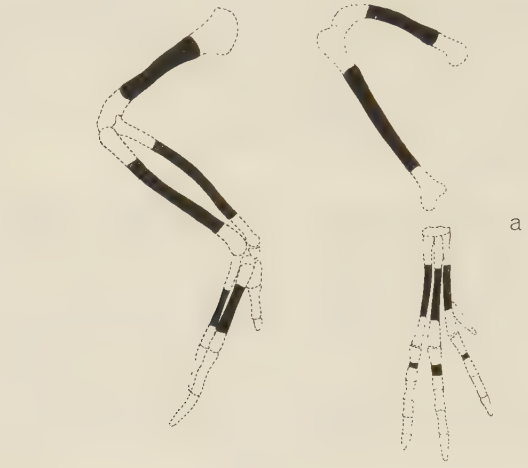
Dans la ceinture scapulaire, l'ossification de la clavicule est bien visible au stade de 13 jours; celle de l'omoplate, vers le 14e et celle du coracoïde, au stade de 16 jours. La fusion entre les clavicules, d'où résultera la fourchette *(furcula)*, ne se réalise parfaitement que vers le stade de 18 jours. Quant au sternum, aucune trace d'ossification ne s'y manifeste durant la période embryonnaire (fig. 35).

Clavicule. — L'ossification de la clavicule débute au stade de 13 jours; par conséquent, elle figure parmi les premiers éléments du squelette présentant des traces d'ossification. Elle a la forme d'un os long légèrement recourbé dans la partie en contact avec le coracoïde. Dans les embryons de 14 et 16 jours, les clavicules, déjà ossifiées presque sur toute leur longueur, sont cependant encore isolées l'une de l'autre, ce qui concorde avec les observations de Knopfli (1918). Chez *Catharacta skua*, la fourchette a nettement la forme ordinaire d'un grand U largement ouvert vers son extrémité humérale.

Scapula. — L'omoplate, en forme de sabre, s'allonge parallèlement à la colonne vertébrale et s'étend presque jusqu'à la dernière vraie côte. L'ossification débute dans la partie médiane pour gagner peu à peu les zones voisines en direction céphalique et caudale. La première ébauche se présente sous l'aspect d'une manchette osseuse périostique.

Coracoïde. — C'est un os plus massif et beaucoup plus court que l'omoplate. L'ossification débute après celle de l'omoplate et

commence aussi par une manchette osseuse, placée dans la région centrale, là où son diamètre est le plus étroit. A la fin de la période d'incubation, seules les extrémités ventrale et dorsale du coracoïde sont encore cartilagineuses.



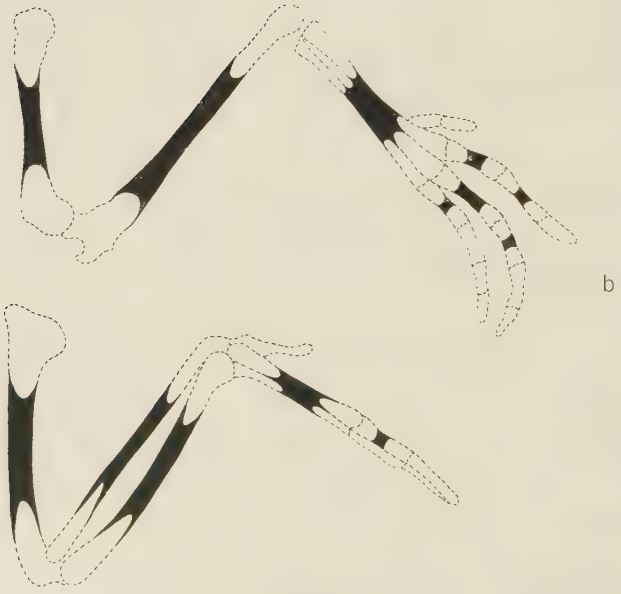


FIG. 38.
Divers stades de la progression de l'ossification dans les ailes et les pattes (agr. env. 4 ×). a) stade 2 *b*. b) stade 3 *a*. c) stade 5 *c*.

6. Les extrémités antérieures

L'humérus, le radius et le cubitus (fig. 38A) sont parmi les premiers os du squelette de *Catharacta* à présenter des traces d'ossification. En effet, alors qu'aucun élément du crâne n'est encore ossifié, les trois principaux os du membre antérieur sont déjà marqués, sur leur diaphyse, par la présence de manchettes osseuses périostiques, de longueur identique pour les trois (vers le 12e jour). Suivent les métacarpes II et III vers le 15e jour (fig. 38A); les phalanges II_1 (fig. 38 B) et II_2 au 16e et 18e jours; puis les phalanges I_1 et III_1 au 21e jour (fig. 38 C).

Au moment de l'éclosion, les éléments suivants du membre antérieur de *Catharacta skua* ne portent aucune trace d'ossification : métacarpe I et la phalange I_2. Ainsi, sur le rayon I de la main, la phalange fondamentale I_1 s'ossifie avant l'élément métacarpien correspondant.

Quant aux éléments carpiens, ils ne s'ossifieront qu'après l'éclosion, et selon les documents embryogéniques à ma disposition, il n'est pas possible de déterminer à quelle époque de la croissance postembryonnaire, cette ossification apparaît, car, sur un poussin de 10 jours, ces éléments de la main sont encore à l'état cartilagineux.

En général, le mode d'ossification de tous les os longs de l'extrémité antérieure est identique pour chacun d'eux. Toujours, durant la période embryonnaire, l'ossification débute vers le milieu de la longueur, sous forme d'une manchette osseuse et jamais, il n'y a d'épiphyses portant des centres d'ossification.

7. Ossification de la ceinture pelvienne.

Parmi les éléments dont se compose la ceinture pelvienne, l'ébauche osseuse du pubis apparaît la première (au stade de 14 jours), suivie de celle de l'ilion et de l'ischion au 15e jour (fig. 35).

Le début de l'ossification du *pubis* est situé vers le milieu de sa longueur, en dessous du foramen pubo-ischiadicum ; on observe tout d'abord, une manchette osseuse qui progressera en direction céphalique et caudale.

Le processus d'ossification de l'*ischion* part au même moment que celui de l'ilion (vers le 15e jour). Comme pour le pubis, le début de l'ossification se place dans la région moyenne, en dessus du foramen ischiadicum, toujours sous l'aspect d'une manchette périostique qui va s'étendre aussi bien en direction caudale que céphalique.

Quant à l'*ilion*, il représente une forte lamelle allongée qui se soude, d'une part, aux deux autres éléments de la ceinture pelvienne par son bord ventral, et d'autre part, à la colonne vertébrale de la région sacrale, y compris les costapophyses. La caractéristique de l'ossification débutante de l'ilion est son départ, non point d'un seul îlot osseux central, mais du bord ventral d'une

part, et du bord dorsal d'autre part, en dessus et en dessous de la cavité acétabulaire. Au terme de l'incubation, la partie caudale fusionnée du pubis et de l'ischion, ainsi que celle de l'ilion, sont encore dépourvues d'ossification.

8. Les extrémités postérieures.

Comparée à celle des principaux éléments osseux: humérus, radius, cubitus de l'extrémité antérieure, l'ossification du fémur et du tibia est, au stade 1 *a*, légèrement plus forte que dans les éléments du bras et de l'avant-bras, tandis que celle du tarso-métatarse est en avance sur celle des carpiens.

Vers le 13-14^{e} jour, d'étroites manchettes osseuses deviennent visibles sur les métatarses III et IV; au 15^{e} jour, sur le métatarse II; vers le 15-16^{e} jour, sur les phalanges II_1-III_1-IV_1 (fig. 38 A); au 16^{e} jour, sur les phalanges II_2-III_2 (fig. 38 B); vers le 18^{e} jour, sur la phalange III_3; vers le 21^{e} jour, sur la phalange IV_2; vers le 23-24^{e} jour, sur les phalanges II_3-III_4-IV_3-IV_4-IV_5 (fig. 38 C).

Au moment de l'éclosion, on n'observe encore aucun élément ossifié dans le tarse et sur la phalange I_1. Selon la description précédente, l'extrémité postérieure est caractérisée par une suite presque régulièrement progressive de l'apparition des manchettes osseuses de la partie proximale à la région distale de la patte.

CHAPITRE II

COMPARAISON DE L'OSSIFICATION DE *CATHARACTA SKUA BRÜNN.* AVEC CELLE DE *GALLUS DOMESTICUS* L., *COLUMBA DOMESTICA* L. DÉCRITE PAR SCHINZ ET ZANGERL (1937) ET CELLE DE *GALLUS DOMESTICUS* L. DÉCRITE PAR ERDMANN (1939)

Jusqu'en ce moment, à ma connaissance, seuls, deux travaux sur l'ossification des oiseaux ont été publiés, l'un par Schinz et Zangerl, l'autre par Erdmann. Ces trois auteurs ont porté leurs recherches sur *Gallus domesticus*, mais, vu les résultats dissemblables auxquels ils parviennent les uns et les autres, il est néces-

saire d'indiquer que les deux premiers se sont servis de la méthode de Spalteholz: coloration du seul tissu osseux à l'*Alizarinum cristallizatum* et éclaircissement dans l'essence de Wintergrün;

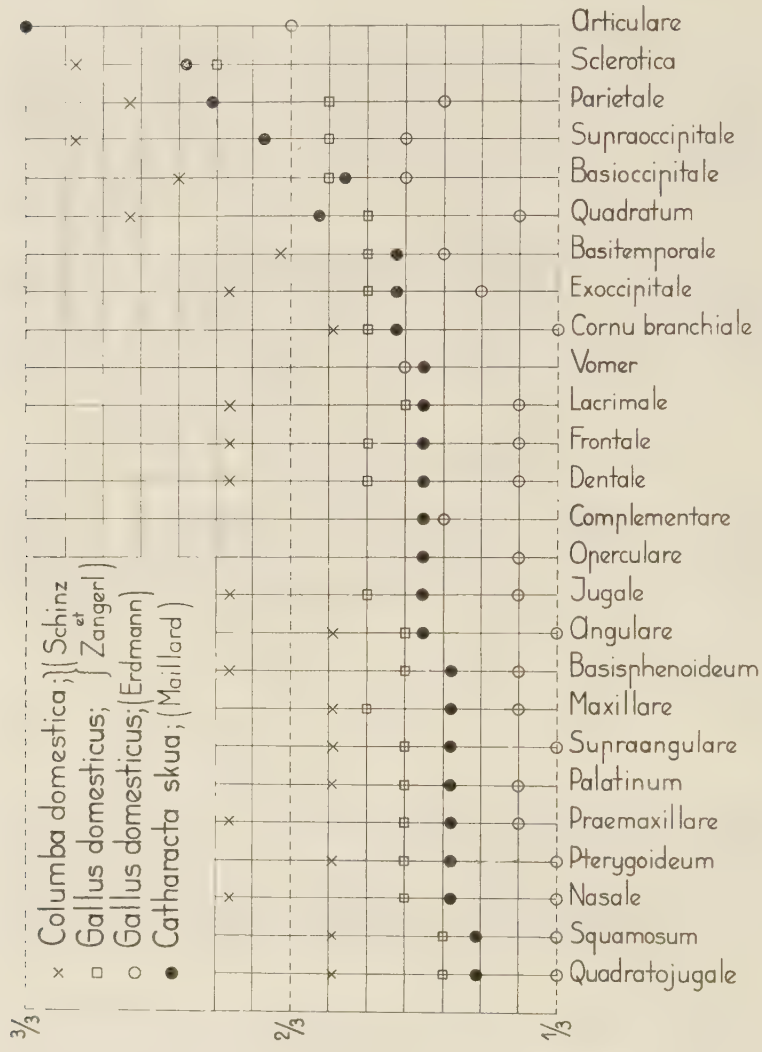


Fig. 39.

Graphique comparatif du moment de l'apparition des îlots d'ossification dans les divers éléments de la tête. En ordonnée: division de la période d'incubation en trois époques de même durée. En abscisse: les divers os du crâne et de la mâchoire inférieure.

tandis que le troisième se contentait de rendre les embryons transparents dans une solution de KOH, glycérine et eau distillée, sans les avoir préalablement colorés. Est-ce peut-être dans l'emploi de ces diverses méthodes qu'il faut rechercher le motif de leurs conclusions plus ou moins discordantes ? Peut-être s'agit-il aussi d'embryons de races différentes ? Pour ne citer qu'un exemple, alors que Schinz et Zangerl n'observent les premiers îlots osseux de certains éléments de la boîte crânienne que vers le 10e jour de l'incubation, Erdmann, lui, les découvre déjà vers le 7e jour, et cet écart de 3-4 jours se retrouve pour chacun des éléments squelettiques de la tête.

Le tableau 6 ci-dessous indique l'âge des embryons, auquel les différents éléments de la tête commencent à s'ossifier, d'après les auteurs mentionnés et mes propres recherches. Si j'indique, en valeur relative, les jours auxquels l'ossification des divers éléments du squelette devient visible, j'obtiens les figures 39-42. Celles-ci permettent de comparer le processus de l'ossification des espèces déjà observées et décrites jusqu'ici, sans tenir compte de la durée plus ou moins longue de la période embryonnaire.

En ce qui concerne *les os de la tête* (fig. 39), le début de l'ossification se situe, d'une manière générale, vers le milieu de la période d'incubation, à l'exception de ceux de *Columba domestica*. Quoique l'incubation de *Catharacta* dure une dizaine de jours de plus que celle de *Gallus*; (si je m'en tiens aux indications de Schinz), les premiers îlots osseux de la mouette antarctique apparaissent à peu près à la même époque relative du développement embryonnaire.

De plus, il est assez intéressant de noter que ce sont les éléments osseux, en rapport avec la formation définitive de la cavité buccale et des mâchoires supérieures et inférieures, qui présentent les premières traces d'ossification. Des constatations identiques ont été faites pour *Columba* et *Podiceps cristatus* décrits par Schinz et Zangerl. D'autres recherches nous diront s'il s'agit là d'un phénomène commun à la classe des oiseaux. D'une manière générale, ce sont les os de membrane qui sont les plus précoces, tandis que les éléments cartilagineux ne s'ossifient que plus tard, ce qui est, en particulier, le cas de la région occipitale.

TABLEAU 6.

Succession de l'ossification initiale des os du crâne.

Catharacta skua (MAILLARD)		*Gallus dom.* (SCHINZ)		*Gallus dom.* (ERDMANN)		*Columba dom.* (SCHINZ)	
Quadratojugal	10*	Quadratojugal	10*	Quadratojugal	7*	Quadratojugal	10*
Squamosal	13	Squamosal	10	Squamosal	7	Squamosal	10
Ptérygoïde	14	Ptérygoïde	11	Ptérygoïde	7	Ptérygoïde	10
Surangulaire	14	Surangulaire	11	Surangulaire	7	Surangulaire	10
Palatin	14	Palatin	14	Angulaire	7	Palatin	10
Nasal	14	Nasal	11	Nasal	7	Angulaire	10
Maxillaire	14	Angulaire	11	Cornu branchiale	7	Cornu branchiale	10
Prémaxillaire	14	Prémaxillaire	11	Maxillaire	8	Maxillaire	10
Basiphénoïde	14	Basisphénoïde	11	Palatin	8	Basitemporal	11
Angulaire	15	Lacrymal	11	Basisphénoïde	8	Dentaire	11
Jugal	15	Jugal	12	Prémaxillaire	8	Jugal	12
Operculaire	15	Maxillaire	12	Jugal	8	Prémaxillaire	12
Lacrymal	15	Dentaire	12	Operculaire	8	Basisphénoïde	12
Dentaire	15	Frontal	12	Lacrymal	8	Nasal	12
Frontal	15	Cornu branchiale	12	Dentaire	8	Lacrymal	12
Complémentaire	15	Exoccipital	12	Frontal	8	Frontal	12
Vomer	15	Carré	12	Carré	8	Exoccipital	12
Cornu branchiale	16	Basitemporal	12	Exoccipital	9	Basioccipital	13
Exoccipital	16	Basioccipital	13	Basitemporal	10	Pariétal	14
Basitemporal	16	Pariétal	13	Pariétal	10	Carré	14
Basioccipital	18	Supraoccipital	13	Vomer	11	Supraoccipital	15
Carré	19	Sclérotique	16	Supraoccipital	11	Sclérotique	15
Supraoccipital	21			Basioccipital	11		
Pariétal	23			Articulaire	14		
Sclérotique	24						
Articulaire	29-30						

* Les chiffres indiquent le nombre de jours dès le début de l'incubation.

Quant au processus d'ossification de *la colonne vertébrale* (fig. 40) il suit, en gros, la direction cranio-caudale chez chacune des espèces étudiées à ce point de vue. Il semble toutefois que le processus est relativement plus rapide chez *Gallus* que chez *Catharacta*. En effet, au moment de l'éclosion, le poussin de *Gallus* possède une colonne vertébrale dont tous les éléments ont été touchés par l'ossification, tandis que, chez *Catharacta*, quelques vertèbres caudales ne portent aucun centre d'ossification. Quant à *Columba domestica*, non seulement les îlots osseux apparaissent relativement plus tard, mais le nombre des vertèbres caudales non encore ossifiées, au terme de la couvaison, est plus important que chez les deux autres espèces.

D'après les observations recueillies jusqu'ici, il semble bien que l'ossification du corps vertébral *(corpus vertebrae)* débute par un îlot dorsal, au moins pour les vertèbres cervicales, chez les espèces mentionnées (voir en outre fig. 13 de Schinz). Toutefois, ce que Schinz appelle « Mittelplatte » (entre le côté dorsal et le côté ventral), n'apparaît, chez *Catharacta*, qu'à la suite des deux pla-

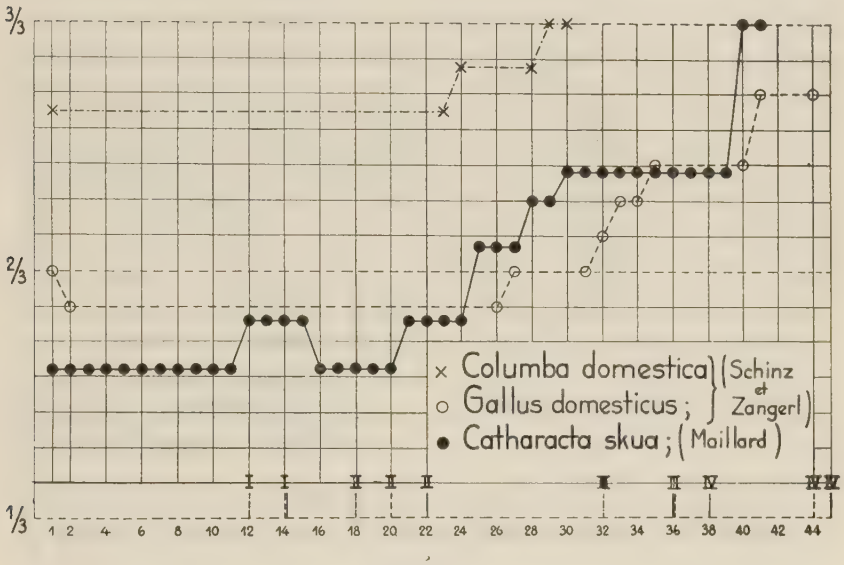


Fig. 40.

Graphique comparatif du début de l'ossification de la colonne vertébrale.

I. Dernière vertèbre de la région cervicale; II: Dernière vertèbre de la région thoracale; III: Dernière vertèbre de la région sacrée; IV: Pygostyle.

quettes ventrales, et non auparavant, comme chez *Gallus* et *Columba*. A ce point de vue, *Catharacta* se rapprocherait plutôt de *Podiceps* (voir fig. 18 de Schinz et Zangerl).

En ce qui concerne les vertèbres thoracales de la mouette antarctique, leur mode d'ossification est différent de celui de *Gallus* et *Columba*. Alors que, chez ces derniers, un seul îlot ventral, un îlot dorsal et deux îlots latéraux (en tout quatre centres osseux) existent; chez *Catharacta*, les premiers îlots osseux visibles sont ventraux.

Dans les vertèbres sacrées, les îlots osseux initiaux sont, selon Schinz, identiques à ceux des vertèbres thoracales de *Gallus*

et *Columba*, alors que ceux de *Podiceps* sont au nombre de 2; c'est-à-dire, un îlot dorsal et un îlot ventral. Cette disposition est donc différente de celle observée chez *Catharacta*, où on trouve un îlot ventral double.

Dans les vertèbres caudales, je ne puis indiquer si les îlots osseux apparaissent et progressent, d'une manière identique ou

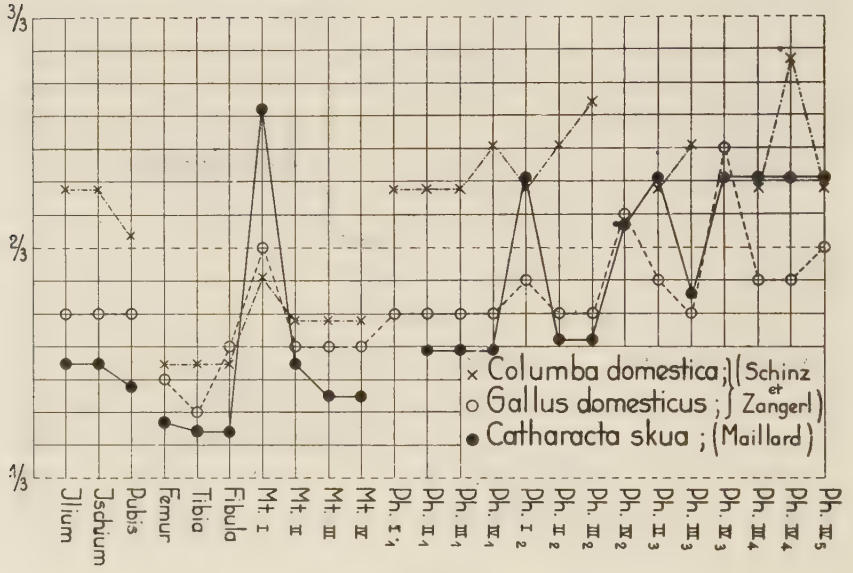


Fig. 41.

Graphique comparatif de l'ossification initiale des éléments squelettiques de la ceinture scapulaire et de l'extrémité antérieure.

différente, pour les quatre espèces, car Schinz ne donne aucune caractéristique de leur ossification.

En résumé, le mode d'ossification *du corps vertébral* est plus ou moins différent chez les diverses espèces; toutefois, en général, dans la plupart des vertèbres, l'ossification part de trois points différents: le premier est situé sur le côté dorsal du corps vertébral; les deux autres, sur sa face ventrale de part et d'autre du plan médian. Quant aux îlots osseux latéraux se trouvant sur les arcs neuraux, ils n'entreront en contact dorsal que tout à la fin de l'incubation ou après l'éclosion.

Dans le processus de *l'ossification des côtes*, la seule différence à signaler est celle provenant du fait suivant: chez la poule, toutes

les côtes, y compris les costapophyses, sont plus rapidement ossifiées que chez la mouette antarctique, le pigeon domestique et la grèbe huppée. En effet, alors qu'au terme de l'incubation, *Gallus* possède toutes les côtes rudimentaires de la région sacrée à l'état ossifié, ainsi que les apophyses oncinées avec dépôts calcaires, au même moment, aucun de ces éléments n'est encore ossifié chez *Columba* et *Podiceps*. Chez *Catharacta*, seules quelques côtes sacrales portent une petite trace d'ossification, tandis que les apophyses oncinées sont encore complètement cartilagineuses au moment de l'éclosion.

Ceinture scapulaire et extrémité antérieure : lorsque Schinz écrit que, chez le pigeon, les éléments de la ceinture scapulaire s'ossifient un jour plus tôt que chez *Gallus*, il s'exprime en mesure absolue, sans tenir compte de la durée plus courte de son incubation. Au contraire, en mesures proportionnelles à la durée de la couvaison (qui sont celles indiquées dans les figures 39-42), ces mêmes éléments apparaissent d'abord chez *Catharacta* puis chez *Gallus* (fig. 41) et, enfin chez *Columba*; toutefois, leur succession chronologique est identique chez chacune de ces espèces. Il en est de même pour chaque élément de l'aile et de la main, à l'exception de la phalange I_1, qui est d'apparition plus tardive chez *Catharacta* que chez *Gallus*.

Ceinture pelvienne et extrémité postérieure : en comparaison avec *Gallus* et *Catharacta*, pour les éléments du bassin et de l'extrémité postérieure comme pour la plupart des éléments du squelette, un certain retard relatif peut à nouveau être constaté chez *Columba*. Cependant, c'est dans cette partie du squelette que, pour la première fois au cours de cette étude, je constate des différences assez spéciales entre les éléments homologues des espèces décrites. Ainsi, selon leur ordre de succession, la fibula se présente relativement plus tôt chez *Columba* que chez *Gallus*; de même le métacarpe I de *Columba* apparaît plus précocement que celui de *Gallus* et surtout que celui de *Catharacta* (fig. 42). De plus, les phalanges I_1 de *Catharacta*, celles IV_2 et IV_3 de *Columba* ne portent une ossification qu'après l'éclosion. Il faut en particulier signaler le retard relatif important de l'ossification débutante du métatarse I de *Catharacta skua*.

En général, le plus court laps de temps (proportionnel à la durée totale du développement embryonnaire) nécessaire pour que chacun des éléments du squelette soit touché par l'ossification

débutante, s'observe chez *Gallus*, puis chez *Catharacta*, et le plus long chez *Columba* (voir les diverses figures précédentes).

Il est possible que l'étude approfondie de l'ostéogénèse des oiseaux permettra d'ajouter d'autres caractéristiques à celles déjà indiquées par Portmann pour l'établissement de leurs divers groupes ontogénétiques. Ainsi, l'apparition plus précoce des îlots osseux, l'état plus ou moins avancé de l'ossification au terme de l'incubation, en corrélation avec les autres signes distinctifs du développement embryonnaire, constitueraient une base plus large de ces divers groupes.

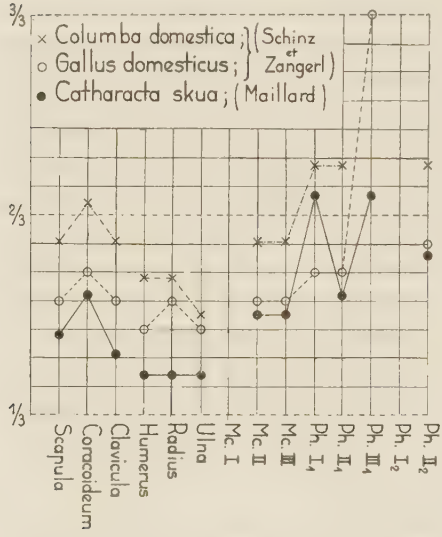


Fig. 42.

Graphique comparatif de l'ossification initiale de la ceinture pelvienne et de l'extrémité postérieure.

CHAPITRE III

CHANGEMENTS DE PROPORTIONS DES DIVERS ÉLÉMENTS SQUELETTIQUES DES AILES ET DES PATTES AU COURS DU DÉVELOPPEMENT EMBRYONNAIRE

Certaines observations sur les changements de proportions dans les extrémités ont été publiées par Parker (1891), Waterston (1911), Beebe et Hartley (1916), Latimer (1927) et Böker (1927). Mais, sauf les deux derniers, ces auteurs ont essentiellement restreint leurs recherches à la période post-embryonnaire.

De mon côté, j'ai relevé les mesures des parties principales du squelette des extrémités de *Catharacta*, sur les embryons qui avaient été rendus transparents pour l'étude de l'ossification.

Dans le tableau 7, sont indiquées les proportions des éléments principaux des extrémités, rapportées à la longueur du tronc.

Tableau 7.

Longueur des éléments squelettiques des extrémités en pour-cent de la longueur du tronc *.*

Stades	Humérus	Moyenne Radius et Ulna	Main	Fémur	Tibia	Tarso-métatarse	3. doigt	Total de l'aile	Total de la patte
1 *a*	54%	56%	48%	44%	54%	25%	44%	159%	167%
1 *b*	61	65	58	47	65	36	47	184	194
2 *a*	58	64	63	48	66	41	42	187	197
2 *b*	63	67	68	50	70	51	43	198	215
3 *a*	67	66	65	50	81	51	47	198	235
3 *c*	70	70	68	55	80	49	50	208	235
4 *a*	73	68	68	57	82	49	53	210	241
5 *c*	72	69	68	62	87	56	61	210	267
5 *f*	72	67	67	70	100	67	64	207	300
5 *g*	68	62	62	70	111	72	69	190	323
6 *a*	68	61	62	72	110	71	65	191	319
6 *b*	66	53	54	73	107	65	67	173	313

* Dimension du tronc = Distance entre les points-milieu des cavités glénoïde et cotyloïde.

Proportions de l'aile.

La figure 43 indique graphiquement les changements de proportions à l'intérieur de l'aile. On remarque qu'au stade 3 *c* (19 jours d'incubation), la longueur totale de chacun des éléments de l'aile, en comparaison avec celle du tronc, atteint son maximum pour diminuer ensuite sensiblement, surtout immédiatement après l'éclosion. Ce qui est assez remarquable, c'est que ces trois éléments de l'aile se développent dans des proportions presque absolument identiques: ainsi l'humérus passe de 54% à 73% pour revenir à 66% au terme de l'incubation; le radius part de 56%, arrive à 70% pour terminer à 53%; quant à la main, étant au début (stade 1 *a*) à 48%, elle monte jusqu'à 68% pour redescendre à 54% de la longueur du tronc. Ce sont donc, là, des proportions du tronc et des éléments principaux de l'aile qui seraient caractéristiques du vol ramé (Flatterflug).

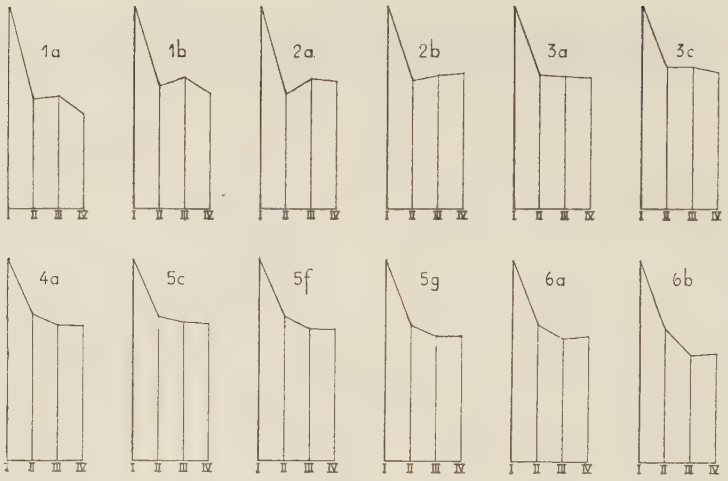


FIG. 43.

Index des changements de proportion des trois éléments osseux de l'aile en pour-cent de la longueur du tronc: I = longueur du tronc égalée à 100; II = longueur de l'humérus; III = longueur du radius; IV = longueur de la main.

Durant la période postembryonnaire, il semble que le bras, l'avant-bras et la main conserveront entre eux, approximativement, les mêmes proportions; car chez un *Catharacta* adulte,

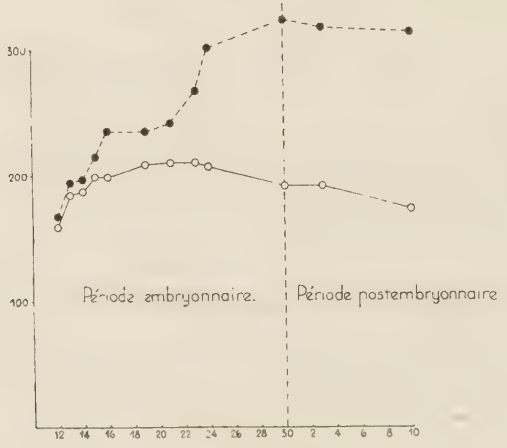


FIG. 44.

Graphique des changements de proportions de l'aile et de la patte en entier. (● = patte, ○ = aile).

j'ai obtenu les mesures suivantes: environ 145 mm. pour l'humérus, 137 mm. pour l'avant-bras, et 130 mm. pour la main. Cependant, comme la longueur du tronc (mesurée selon la méthode mentionnée ci-dessus) est inférieure à celle de l'humérus, il s'agit, chez l'adulte, des proportions caractéristiques du vol à voile (Segelflug).

Si on considère les trois éléments squelettiques de l'aile, non plus isolément, mais dans leur ensemble, donc la longueur totale de l'extrémité antérieure en pourcent de la longueur du tronc, son développement passe par un maximum vers le début du 2e tiers de l'incubation (fig. 44). L'aile tend même vers le terme de l'incubation à revenir à un pourcentage proche de celui du 12e jour de couvaison.

Tableau 8.

Index proportionnels les plus importants.

Stades	Index radio-huméral	Index tibio-fémoral	Index huméro-fémoral	Index radio-tibial
1 *a*	105	123	123	105
1 *b*	109	142	133	102
2 *a*	110	136	122	98
2 *b*	106	141	87	95
3 *a*	98	142	126	84
3 *c*	98	152	131	81
4 *a*	91	143	127	81
5 *c*	95	140	115	78
5 *f*	92	143	103	66
5 *g*	92	160	98	55
6 *a*	89	152	94	55
6 *b*	79	149	91	48

L'index radio-huméral calculé selon la formule: $\frac{\text{Radius} \times 100}{\text{Humérus}}$ (voir les diverses valeurs dans le tableau 8) nous indique que le radius, comparé à l'humérus (= 100), décroit considérablement dès le 12e jour de la période embryonnaire au 10e jour après l'éclosion. En d'autres termes, l'humérus comparé au radius gagne régulièrement en longueur relative durant toute la période embryonnaire (fig. 45).

Proportions de la patte.

Durant la croissance de la patte, c'est le tibia qui fait preuve du changement de proportions le plus considérable et, dès le stade 5 *f*

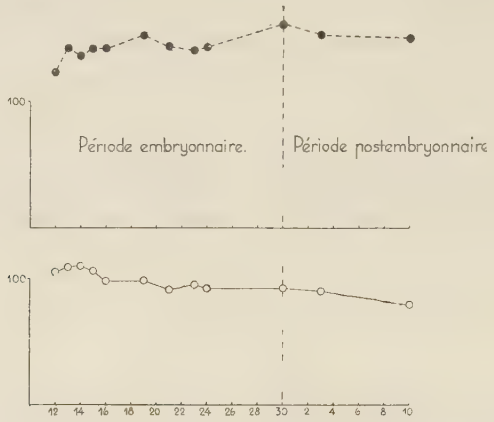


Fig. 45.

Index radio-huméral (●) et index tibio-fémoral (o). En abscisse: les jours de la période embryonnaire et postembryonnaire. En ordonnée: les pourcentages.

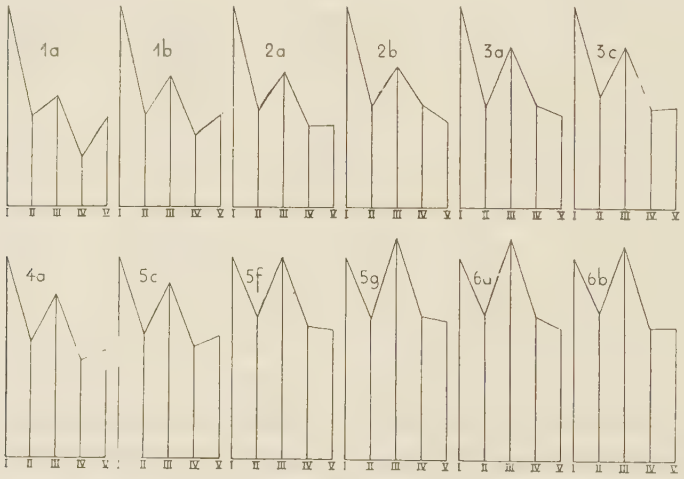


Fig. 46.

Représentation graphique des changements de proportions des quatre régions de la patte en pour-cent de la longueur du tronc: I = longueur du tronc égalée à 100; II = longueur du fémur; III = longueur du tibia; IV = longueur du tarso-métatarse; V = longueur du 3e doigt.

(24e jour), il atteint même la longueur du tronc pour ensuite le dépasser. Les éléments de l'extrémité postérieure, présentant l'allongement le plus régulier, sont le fémur et le 3e doigt (fig. 46). En général, les changements proportionnels intervenant durant la croissance de la patte sont plus prononcés que ceux de l'aile.

Quant à longueur de la patte, il faut remarquer qu'elle parvient à son maximum relatif au terme de l'incubation, donc plus tardivement que l'extrémité antérieure (fig. 44). La croissance de la patte,

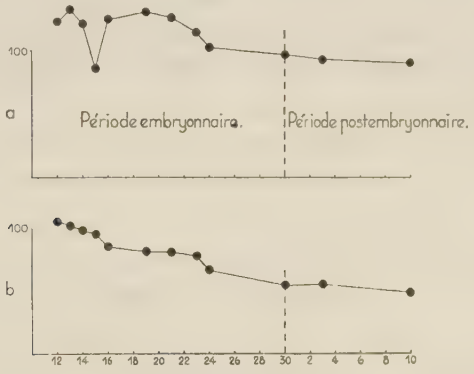


Fig. 47.

a) Index huméro-fémoral; *b*) Index radio-tibial. En abscisse: les jours de la période embryonnaire et d'une partie de la période postembryonnaire. En ordonnée: les pourcents de la longueur de l'humérus et du radius.

considérée dans sa longueur totale, progresse dans des proportions beaucoup plus fortes que celle de l'aile.

Quant à l'index tibio-fémoral calculé selon la formule : $\frac{\text{Tibia} \times 100}{\text{Fémur}}$ (cf. tableau 8), il indique que le tibia, comparé au fémur (= 100), atteint sa longueur maximale au terme de l'incubation (stade 5 *g*), pour diminuer ensuite jusqu'au 10e jour après l'éclosion. (fig. 45)

Comparaison des proportions de l'aile et de la patte.

L'index huméro-fémoral est calculé selon la formule : $\frac{\text{longueur de l'humérus} \times 100}{\text{fémur}}$. Le graphique correspondant (fig. 47 *a*) indique que ces deux éléments ne se développent point dans des proportions semblables. L'humérus comparé au fémur diminue dès après le premier tiers de l'incubation.

L'index radio-tibial: $\frac{\text{longueur du radius} \times 100}{\text{tibia}}$ montre bien que l'accroissement longitudinal du radius est plus faible que celui du tibia (fig. 47 *b*).

Comparées l'une à l'autre, l'aile et la patte n'atteignent point leur croissance proportionnelle maximale simultanément; l'aile y parvient vers le 21e jour d'incubation, tandis que la patte ne l'atteint qu'au terme de la couvaison (fig. 44). Malgré cette différence de temps propre à l'allongement proportionnel maximal des deux extrémités (allométrie du développement), j'ai montré dans le chapitre précédent, que l'ossification n'en devient pas moins visible, presque simultanément, chez l'une et chez l'autre,ce qui prouve bien qu'il n'y a pas une corrélation stricte entre la croissance des éléments cartilagineux et l'apparition des îlots d'ossification.

RÉCAPITULATION

A. La ptérylose.

1. L'apparition successive des divers centres plumeux et leur développement chez *Catharacta skua* Brünn, ou Mouette antarctique sont décrits en détail. La formation initiale des centres se succède selon un ordre essentiellement conforme aux observations relevées par Gerber, pour d'autres oiseaux alectoromorphes. Au centre du vertex de ceux-ci, correspondent trois centres partiels qui, au début de leur formation, sont nettement indépendants.

2. Au premier stade des ébauches pennigères de l'aile, on constate déjà une brèche entre la 4e et la 5e rémige de l'avant-bras; dans le développement du centre alaire, la disposition primaire est nettement diastataxique.

3. Chez *Catharacta skua* Brünn., l'extension de la 2e série de plumes est moins rapide que celle de *Larus ridibundus* L. et de *Sterna hirundo* L. observée par Gerber.

4. Au lieu d'un champ abdominal, *Catharacta skua* est caractérisé par un centre abdominal.

5. L'enfoncement des ébauches de la 2e série n'a point lieu dans le c.d.p., le c.b. et le c.t.f. A ne considérer que cet enfoncement, *Catharacta* semble occuper une position intermédiaire entre *Larus* et *Sterna*.

6. Proportionnellement à la durée d'incubation, la 3e série est de formation plus tardive chez *Catharacta* que chez les *Laridae* examinés jusqu'à ce jour. En moyenne, le nombre des ébauches de la 3e série sur un bourrelet de la première est plus élevé que sur les bourrelets correspondants de *Larus* et d'*Hirundo*. En général, la 2e série des différents centres n'apparaît que dans les conditions suivantes:

a) les ébauches pennigères de la 1re série doivent avoir atteint le stade de papilles précoces;

b) les ébauches de la 1re série doivent avoir atteint ou, plus souvent encore, dépassé leur densité maximale par suite de la croissance en surface du tégument.

c) Des bulbes de la 2e série doivent exister dans le voisinage immédiat de la zone susceptible de donner asile à cette série.

Par conséquent, bien que la 1re série obéisse à la « loi » de la progression centrifuge; la 2e série, elle, a tendance à envahir les centres en passant de l'un à l'autre, tout en préférant la direction caudo-céphalique.

7. Le plus souvent, la 3e série permet de déterminer des rapports de symétrie, ainsi dans le c.d.p., le c.b., le c.v. et le c.adb.

8. Les modifications de la densité relative des ébauches ont été étudiées pour tous les centres à l'exception du c.c. Cette méthode permet de déterminer l'intensité de la croissance en surface du tégument, et en particulier de constater que cette croissance se fait spécialement sentir dans le c.d.p., le c.d.a. et le c.b. Dès le 16e jusqu'au 29e jour d'incubation (éclosion au 30e jour), la densité relative des papilles plumeuses diminue d'environ 88% au total dans le c.d.p., le c.d.a., le c.b., le c.p. et le c.abd. La diminution s'amplifie surtout à partir du 22e jour, de telle sorte que, entre le 24e et le 29e jour, elle se maintient aux environs de 52%.

B. L'ossification.

1. Cinq stades embryonnaires sont utilisés pour l'étude de la progression de l'ossification dans les divers éléments du squelette.

2. Comparé aux observations de Schinz et de Zangerl d'une part, et d'Erdmann d'autre part, notre travail permet de constater un parallélisme presque complet, au moins dans les grandes lignes. Dans la région crânienne, la première ossification touche les éléments squelettiques des mâchoires, fait conforme aux constatations de Schinz et Zangerl pour *Columba domestica* L. et *Podiceps cristatus* L.

3. La progression de l'ossification de la colonne vertébrale suit en gros la direction crânio-caudale, mais, dans le détail, nous découvrons de notables différences entre *Catharacta skua* et les sujets décrits par les auteurs mentionnés ci-dessus. En général, dans la plupart des vertèbres, l'ossification part de trois points différents, dont l'un est situé sur le côté dorsal du corps vertébral et les deux autres sur sa face ventrale: îlot dorsal et îlots ventraux. Les îlots ventraux s'unissent entre eux et fusionnent avec l'îlot dorsal par une plaquette intermédiaire. Dans la région cervicale, les îlots latéraux s'y ajoutent suivis de ceux des costapophyses.

4. Dans l'aile, la longueur des régions principales du squelette (en relation avec celle du tronc) atteint son maximum vers le 19^{e} jour pour diminuer ensuite sensiblement. Immédiatement après l'éclosion, les éléments de l'aile présentent les proportions du vol ramé pour acquérir, chez l'adulte, celles du vol à voile. En comparaison avec celle du tronc, la longueur totale des trois régions du squelette de l'aile passe par un maximum vers le début du deuxième tiers de l'incubation.

5. L'index radio-huméral indique que, durant toute la période embryonnaire, l'humérus, comparé au radius, gagne régulièrement en longueur relative.

6. Dans la patte, c'est le tibia qui fait preuve du changement proportionnel le plus considérable; au delà du stade de 24 jours, le tibia dépasse la longueur du tronc. Comparé au fémur (index tibio-fémoral), il atteint sa longueur maximale au terme de l'incubation pour diminuer ensuite jusqu'au 10^{e} jour après l'éclosion.

7. Comparé au fémur, l'humérus diminue dès après le premier tiers de la couvaison; quant à l'accroissement du radius, il est plus faible que celui du tibia. Tandis que, proportionnellement au tronc, l'aile parvient à sa croissance maximale vers le 21e jour, la patte ne l'atteint que vers le terme de l'incubation.

8. Il n'existe pas de corrélation entre la croissance des éléments squelettiques et l'apparition de leurs premiers îlots osseux.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1905. Andersson, K. A. *Zoologie*, Wissenschaftliche Ergebnisse der schwedischen Südpolarexpedition (1901-03). Vol. V. Stockholm.

1928. Biedermann, W. *Vergleichende Physiologie des Integumentes der Wirbeltiere.* Ergebn. Biol. 3. Bd. Berlin.

1935. Blaszyk, P. *Untersuchungen über die Stammesgeschichte der Vogelschuppen und-Federn und über die Abhängigkeit ihrer Ausbildung am Vogelfuss von der Funktion.* Morphol. Jb. Bd. 75.

1927. Böker, H. *Die biologische Anatomie der Flugarten der Vögel und ihre Phylogenie.* J. Orn. Bd. 75.

1927. —— *Über die Ontogenese hochdifferenzierter anatomischer Konstruktionen.* Verh. anat. Ges. Bd. 63.

1931. —— *Die Ableitung der Segelflugarten und des Schwirrfluges der Vögel aus primären Hubflug.* Verh. anat. Ges. Bd. 71.

1936. Bolk, L., Göppert, E., Kallius, E., Lubosch, W. *Handbuch der vergleichenden Anatomie der Wirbeltiere.* Berlin und Wien.

1927. Boulton, R. *Ptilosis of the House Wren, Troglodytes aedon.* Auk. Vol. 44.

1941. Broman, J. *Über die Entstehung und Bedeutung der Embryonaldunen.* Morphol. Jb. Bd. 86.

1941. —— *Verzweigte Federpapillen bei Fischreiherembryonen.* Anat. Anz. Bd. 91.

1910. Bütschli, O. *Vorlesungen über vergleichende Anatomie.* Bd. 1. Leipzig.

1926. Christie, W. und Wriedt, Ch. *Messungen und Wägungen von Haustauben.* Z. ind. Abst.-Vererb.-Lehre. Bd. 42.

1913. Clarke, W. E. *Scientific Results of the Scottisch National Antartic Expedition.* Vol. 4. Edinburgh.

1832. Cuvier, G. *Extrait d'un mémoire sur le progrès d'ossification dans le sternum des oiseaux.* Ann. Sci. Nat. (Zool.), Vol. 25.

1889. Davies, H. R. *Die Entwicklung der Feder und ihre Beziehungen zu anderen Integumentgebilden.* Morphol. Jb. Bd. 15.

1913. Du Toit, P. J. *Untersuchungen über das Synsacrum und den Schwanz von Gallus domesticus.* Jena. Z. Naturw. Bd. 44.
1936. Eldern, G. von der. *Über die Zeichnung der Vogelfedern und die Phylogenie der Federmuster.* Jena, Z. Naturw. Bd. 70.
1940. Erdmann, K. *Zur Entwicklungsgeschichte der Knochen im Schädel des Huhnes bis zum Zeitpunkt des Ausschlüpfens aus dem Ei.* Z. Morphol. Oekol. Bd. 36.
1866. Fatio, V. *Des diverses modifications dans les formes et la coloration des plumes.* Mém. Soc. Phys. Genève. T. 18.
1912. Fehringer, O. *Untersuchungen über die Anordnungsverhältnisse der Vogelfedern, insbesondere der Fadenfedern.* Zool. Jb. Syst. Bd. 33.
1888. Fürbringer, M. *Untersuchungen zur Morphologie und Systematik der Vögel.* Amsterdam.
1891/93. Gadow, H. *Vögel*, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreichs. Syst. Teil. Bd. VI, 4. Abt.
1914. Gain, L. *Oiseaux antarctiques.* Deuxième expédition antarctique française (1908-10). Sciences naturelles, vol. 3. Paris.
1871. Gegenbaur, G. *Beiträge zur Kenntnis des Beckens der Vögel.* Jena, Z. Naturw. Bd. 6.
1939. Gerber, A. *Die embryonale und postembryonale Pterylose der Alectoromorphae.* Rev. suisse Zool. Tome 46.
1940. Géroudet, P. et Robert, P. A. *La vie des oiseaux. Les rapaces, les colombins et les gallinacés.* Neuchâtel.
1935. Goessler, E. *Wirbelbildungen in den Federfluren der Vögel.* Rev. suisse Zool. Tome 44.
1907. Graul, W. *Zur Entwicklung von Vanellus cristatus.* Arch. Naturg. 73. Jahrgang.
1932/37. Groebbels, P. *Der Vogel.* Bd. I, II. Berlin.
1909. Grosser, O. et Tandler, J. *Normentafel zur Entwicklungsgeschichte von Vanellus cristatus.* Heft 9. Jena.
1922. Heinroth, O. *Die Beziehungen zwischen Vogelgewicht, Eigewicht, Gelegegewicht und Brutdauer.* J. Orn. Bd. 70.
1924/31. —— *Die Vögel Mitteleuropas.* Berlin.
1935. Holmes, A. *The pattern and symmetry of adult plumage units in relation to the order and locus of origin of the embryonic feather papillae.* Americ. Journ. of Anat. Vol. 56.
1935. Kälin, J. *Über einige Grundbegriffe in der vergleichenden Anatomie und ihre Bedeutung für die Erforschung der Baupläne im Tierreich.* C. R. du Cong. intern. Zool. Lisbonne.
1941. —— *Ganzheitliche Morphologie und Homologie.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).
1942. —— *Über die Rumpfform und den Lokomotionstypus bei den Vögeln.* Rev. suisse Zool. Tome 49.
1945. —— *Die Homologie als Ausdruck ganzheitlicher Baupläne von Typen.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).

1945. Kälin, J. und Keller, R. *Über den Ossifikationsprozess des Skelettes bei Siredon Mexicanus Shaw.* Mitt. Naturf. Ges. Freiburg (Schweiz).

1927. Kaufman, L. *Recherches sur la croissance du corps et des organes du pigeon.* Biologie gén. Tome 3. Paris.

1896. Keibel, F. *Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder.* Ergebn. Anat. Entw. Jhrgg. 1896.

1900. Keibel, F., Abraham, K. *Normentafeln zur Entwicklungsgeschichte des Huhnes.* Heft 2. Jena.

1946. Keller, R. *Morphogenetische Untersuchungen am Skelett von Siredon mexicanus mit besonderer Berücksichtigung des Ossifikationsmodus beim neotenen Axolotl.* Rev. suisse Zool. Tome 53.

1888. Klee, K. *Bau und Entwicklung der Feder.* Z. ges. Naturw. Bd. 59.

1918. Knopfli, W. *Beiträge zur Morphologie u. Entwicklungsgeschichte des Brustschultergelenkes der Vögel.* Jena. Z. Naturw. Bd. 55.

1933. Kuhn, O. *Entwicklungsphysiologische Untersuchungen an der Vogelfeder.* Roux Archiv. Bd. 127.

1901. Kulczycki, W. *Zur Entwicklungsgeschichte des Schultergürtels bei den Vögeln mit besonderer Berücksichtigung des Schlüsselbeines.* Anat. Anz. Bd. 19.

1933. Lambrecht, K. *Handbuch der Palaeoornithologie.* Berlin.

1925. Lamont, A. *On the Development of the Feathers of the Duck during Incubation Period.* Trans. R. Soc. Edinb. Vol. 53.

1888. Landois, H. *Das Dunennestkleid der Vögel besteht nicht aus Dunen.* Zool. Anz. Bd. 11.

1924. Latimer, H. B. *Postnatal growth of the body, systems and organs of the single comb White Leghorn Chicken.* J. Agric. Res. Vol. 29.

1933. Lowe, P. R. *On the primitive Characters of the Penguins and their Bearing on the Phylogeny of Birds.* Proc. Zool. Soc.

1922. Magnan, A. *Les caractéristiques des oiseaux suivant le mode de vol.* Ann. Sci. Nat. (Zool.), Série 10. Tome 5.

1932. —— *Premiers essais de cinématographie ultrarapide.* Paris.

1895. Meijère, J. C. H. *Über die Federn der Vögel, insbesondere ihre Anordnung.* Morphol. Jb., Bd. 23.

1907. Ménégaux, A. *Les Oiseaux.* Première expédition antarctique française (1903-05). Sciences naturelles. Documents scientifiques: T. 9. Paris.

1932. Meylan, O. *Les mues et la succession des plumages chez les oiseaux.* Alauda. Tome 4, livraison 1.

1867. Milne Edwards, A. *Recherches anatomiques et paléontologiques pour servir à l'étude des oiseaux fossiles de la France.* 2 vol. et atlas. Paris.

1930. Nauck, E. Th. *Beiträge zur Kenntnis des Skeletts der paarigen Gliedmassen der Wirbeltiere.* Morphol. Jb., Bd. 64.

1840. Nitzsch, Chr. L. *System der Pterylographie.* Herausg. H. Burmeister. Halle.

1891/92. Parker, T. J. *Observations on the Anatomy and Development of Apteryx.* Phil. Trans. R. Soc. London. Vol. 182 et 183.

1922. Pässler, R. *Vögel vom Chile.* J. Orn. Jhrgg. 1922.

1934. Peters, J. L. *Check-List of the Birds of the World.* Cambridge.

1935. Petri, Ch. *Die Skelettentwicklung beim Meerschwein.* Vjschr. naturf. Ges. Zürich. Bd. 80.

1935. Portmann, A. *Die Ontogenese der Vögel als Evolutionsproblem.* Acta biotheor., Series A, Vol. I, Pars 1-2. Leiden.

1935. Portmann, A. und Gerber, A. *Die embryonale Entwicklung des Gefieders und der Jugendzeichnung des Haubentauchers.* Rev. suisse Zool., Tome 42.

1937. Portmann, A. *Beobachtungen über die postembryonale Entwicklung des Rosenpelikans.* Rev. suisse Zool. Tome 44.

1938. —— *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Vögel.* Rev. suisse Zool. Tome 45.

1913-14. Reichenow, A. *Die Vögel.* Handbuch der systematischen Ornithologie. Stuttgart.

1943. Romeis, B. *Taschenbuch der mikroskopischen Technik.* 14. Aufl. München-Berlin.

1907. Schaub, S. *Beiträge zur Kenntnis der postembryonalen Entwicklung der Ardeiden.* Zool. Jb. Anat., Bd. 25.

1912. —— *Die Nestdunen der Vögel und ihre Bedeutung für die Phylogenie der Feder.* Verh. naturf. Ges. Basel. Bd. 23.

1914. —— *Das Gefieder von Rhinochetus jubatus und seine postembryonale Entwicklung.* Neue Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw. Bd. 49. Abh. 2.

1927. Schestakowa, G. S. *Die Entwicklung des Vogelflügels.* Bull. Soc. Nat. Moscou. Sect. Biol. Vol. 36.

1937. Schinz und Zangerl. *Beiträge zur Osteogenese des Knochensystems beim Haushuhn, bei der Haustaube und beim Haubensteissfuss.* Denkschr. Schweiz. Ges. Naturw., Bd. 77.

1911. Spalteholz, W. *Über das Durchsichtigmachen von menschlichen und tierischen Präparaten und seine theoretischen Bedingungen. Nebst Anhang: Über Knochenfärbung.* Leipzig.

1917. Steiner, H. *Das Problem der Diastataxie des Vogelflügels.* Jena. Z. Naturw., Bd. 55.

1922. —— *Die ontogenetische und phylogenetische Entwicklung des Vogelflügelskeletts.* Acta zool. Stockh., Bd. 3.

1936. —— *Über die äussere Gestaltung eines 15-tätigen Embryos des Emus, Dromaeus novae hollandiae Lath.*, Rev. suisse Zool. Tome 43.

1938. —— *Der « Archaeopteryx »-Schwanz der Vögelembryonen.* Vjrschr. naturf. Ges. Zürich. Bd. 83.

1927/34. Stresemann, E. *Aves*, im Handbuch der Zoologie von Kükenthal, Berlin.
1873. Studer, Th. *Die Entwicklung der Feder.* Inaug. Diss. Bern.
1878. —— *Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Feder.* Z. wiss. Zool. Bd. 30.
1887. —— *Embryonalentwicklung der Vögel.* In: Die Forschungsreise S.N.S. « Gazelle », 1874/76. III. Teil.
1926. Szielasko, A. *Stercorarius antarcticus zur Brutzeit auf Süd-Georgien im südlichen Eismeer.* Beitr. Fortpfl. Vögel. 2. Jhrg.
1910. Waterston, D. and Geddes. *Report upon the anatomy and embryology collected by the Scottisch National Antarctic Expedition.* Trans. R. Soc. Edimb. Vol. 47.
1907. Wilson, E. A. *Aves.* National Antarctic Expedition (1901-04). Natural History. Zoology II. London.
1908. Wilton, D. A. *Scottisch National Antarctic Expedition.* Edinburgh.
1901. Wohlauer, E. *Entwicklung des Embryonalgefieders von Eudyptes chrysocome.* Z. Morphol. Anthrop., Bd. 4. Heft 1.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

Fig. 1. Photo générale du c.d.p. Du côté gauche, les ébauches de la première série ont été enlevées pour faciliter l'observation de la deuxième série, tandis que, du côté droit, on aperçoit les bulbes pennigères intacts de la première série. (Stade 3 *c*, agr. env. 4 ×.)

Fig. 2. c.s. (stade 2 *b*). La régularité des rangées longitudinales et obliques est bien visible. (Agr. env. 10 ×.)

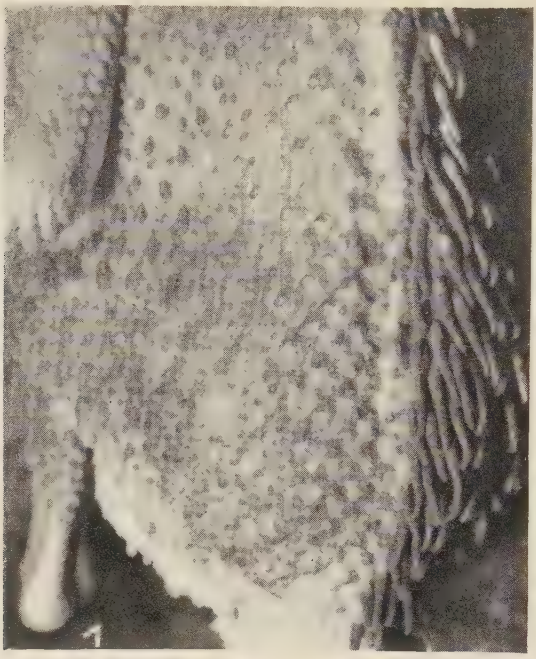
Fig. 3. Photo du c.al. (stade 2 *b*). Dans la rangée des secundariae, on remarque bien la brèche diastataxique. (Agr. env. 15 ×.)

Fig. 4. Photo de la région carpienne (vue proximale, agr. env. 9 ×); remarquer l'insertion nettement plus inférieure des secundariae 1-4 par rapport aux autres pennae de la même rangée de l'avant-bras.

Fig. 5. Photo de la brèche diastataxique; sur le bord inférieur, remarquer l'insertion plus profonde des secundariae 1-4 (agr. env. 9 ×).

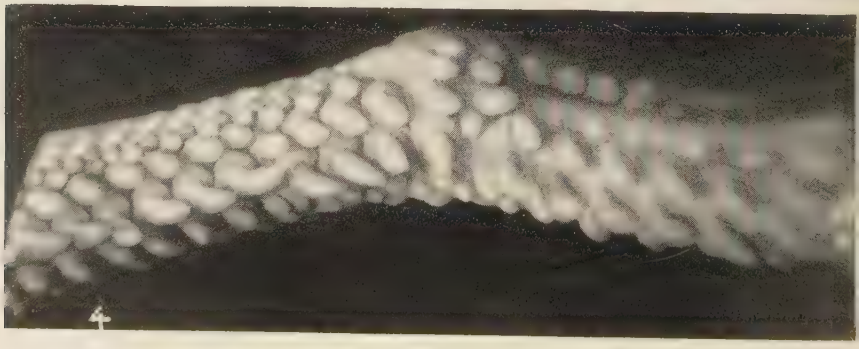
Fig. 6. Photo du c.t.f. et du c.b. au stade 3 b (agr. env. 9 ×). Dans certaines zones du c.b., on remarque bien les deux types *a* et *b* de la deuxième série.

Fig. 7. Photo générale de la partie ventrale (stade 3 *b*) montrant la parfaite régularité des rangées obliques. La zone immédiatement en dessus de l'ombilic est endommagée (agr. env. 5 ×).


1

2

3


4

HARACTA SKUA.

CURRICULUM VITAE

Né le 21 février 1912 aux Genevez (Jura-Bernois), j'ai fréquenté les classes primaires de ma commune d'origine durant six ans. Ayant commencé mes études classiques (section latin-grec) au Collège Saint-Charles à Porrentruy, je les ai terminées au Collège Karl Borromäus à Altdorf (Uri), en 1933, par la maturité fédérale. Après ma formation théologique reçue au Séminaire de Lucerne et de Soleure (1933-1938), j'ai suivi les cours de la Faculté des sciences de l'Université de Fribourg (Suisse), de 1938 à 1945, période entrecoupée par la maladie et un stage d'une année et demie dans l'enseignement secondaire.

Durant mon passage à l'Université, j'ai suivi les cours et laboratoires de Zoologie et d'Anatomie comparée comme branche principale, ceux de Géologie et de Mathématiques comme branches secondaires. J'ai fréquenté les cours de MM. les professeurs Bays (Mathématiques), Brasey (Physique), Dessauer (Physique), Girardin (Géographie), Kälin (Zoologie et Anatomie comparée), Lambossy (Mathématiques), Pfluger (Mathématiques), Tercier (Géologie).

Tenant à manifester ma profonde reconnaissance à chacun de mes professeurs, je leur présente mes sincères remerciements. Je me fais en outre un devoir de remercier chaleureusement toutes les personnes qui m'ont soutenu de leurs conseils et ont facilité mes études, en particulier Son Excellence Mgr. von Streng, Évêque de Bâle et Lugano, et mes très chers parents, M^me^ et M. Henri Maillard, garde-forestier aux Genevez (Jura-Bernois).